Über
Kälteschädigung und Kältetod des quergestreiften Säugetiermuskels.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät

der

Georg-August-Universität zu Göttingen

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

vorgelegt von

Wilhelm A. Hoyer
aus Hannover.

Göttingen 1917.

GC

Angenommen von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung der philosophischen Fakultät.

Tag der mündlichen Prüfung in Zoologie, Geologie und Bakteriologie: 8. November 1916.

Referent: Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. Ehlers.
Korreferent: Prof. Dr. Jensen.

Die Arbeit erscheint gleichzeitig in Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie, Bd. 169.

Meinem Vater.

Die vorliegende Arbeit wurde im Physiologischen Institut der Universität Göttingen im Wintersemester 1913/14 und Sommersemester 1914 ausgeführt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Jensen, möchte ich für die mannigfachen wissenschaftlichen Anregungen und für das mir in so reichem Maße bewiesene Wohlwollen auch hier meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Über Kälteschädigung und Kältetod des quergestreiften Säugetiermuskels.

(Mit 32 Textfiguren.)

Inhaltsverzeichnis.

Seite

A. Literaturübersicht über den Kältetod von Wirbeltiermuskeln 2
B. Plan und allgemeine Methodik der vorliegenden Untersuchungen . . . 3
C. Eigene Untersuchungen über Kälteschädigung und Kältetod des quergestreiften Säugetiermuskels 4
I. Untersuchungen an der Wanderratte 4
a) Isolierter Muskel 5
1. Spezielle Methodik 5
α) Die Herstellung des Muskelpräparates und seine Abkühlung 5
β) Verfahren der Feststellung der Schädigung des abgekühlten Muskels 6
γ) Über die Anwendung des körperwarmen Sauerstoffbades zur Erholung des Muskels 8
2. Versuche und Ergebnisse 9
α) Feststellung von Kälteschädigung und Kältetod der bei verschieden tiefen Temperaturen gefrorenen Muskeln . 9
β) Zusammenstellung der einzelnen Ergebnisse 22
γ) Kälteschädigung durch Unterkühlung 29
δ) Eintritt der Totenstarre 31
ε) Verschiebung des Todespunktes beim Gefrieren in einer isotonischen Zuckerlösung 32
b) In situ befindlicher, durchbluteter Muskel 34
1. Spezielle Methodik 34
α) Abkühlungsverfahren 34
β) Verfahren der Feststellung der Schädigung des abgekühlten Muskels 37

Seite
2. Versuche und Ergebnisse 39
α) Feststellung von Kälteschädigung und Kältetod verschieden stark gefrorener (durchbluteter) Muskeln . . . 39
β) Zusammenstellung der einzelnen Ergebnisse 48
γ) Heilung von Kälteschädigungen im Verlaufe der nächsten Wochen nach der Abkühlung 50
II. Untersuchungen am Igel 51
a) Versuche am isolierten Igelmuskel 51
b) Versuche am durchbluteten Igelmuskel 54
III. Untersuchungen an der Hauskatze 55
a) Versuche am isolierten Katzenmuskel 55
b) Versuche am durchbluteten Katzenmuskel 57
D. Vergleichung der ermittelten Kälteschädigungskurven 58
E. Zusammenfassung der Ergebnisse 61
Literaturverzeichnis 62

A. Literaturübersicht über den Kältetod von Wirbeltiermuskeln.

Über den Kältetod von Wirbeltiermuskeln finden sich zahlreiche Angaben in der Literatur. Die meisten beziehen sich auf Untersuchungen an Froschmuskeln. Bis in die neuere Zeit sind diese Angaben jedoch recht unsicher. Nach Pictet[1]) überstehen ganze Frösche ein Einfrieren bei — 28° C., während nach Horvath[2]) der Kältetod bei — 5° C. eintreten soll, weil bei dieser Temperatur nach seiner Angabe die Muskeln absterben. Du Bois-Reymond[3]) schätzt ebenfalls den Todespunkt des Froschmuskels als bei — 5° C., von Bunge[4]) bei — 4° C. liegend. Heubel[5]) fand, dass Herzen, die zwischen — 1° C. und — 3° C. gefroren waren, nach dem Auftauen wieder zu schlagen anfingen. Seine Temperaturangaben sind wohl auch für die innere Temperatur seiner Versuchsobjekte ziemlich zutreffend, weil er die durch Ätherspray gefrorenen Herzen bis zu einer halben Stunde bei den betreffenden Kältegraden aufbewahrte.

1) R. Pictet, Arch. des scienc. phys. et nat., 3. sér., t. 30 p. 293. 1893.

2) A. Horvath, Zentralbl. f. d. med. Wiss. Bd. 1873 S. 3 und Verhandl. d. Würzb. med.-phys. Ges. Bd. 4 S. 12. 1873.

3) E. du Bois-Reymond, Untersuchungen über tierische Elektrizität Bd. 2, 1 S. 181. Berlin 1849.

4) G. v. Bunge, Lehrbuch der Physiologie des Menschen Bd. 1 S. 305. Leipzig 1901.

5) E. Heubel, Pflüger's Arch. Bd. 45 S. 563 ff. 1889.

Die Untersuchungen von Cameron und Brownlee[1]), die Froschherzen mehrere Stunden verschiedenen Temperaturen aussetzten, ergaben ebenfalls als Todespunkt etwa — 3°.

Das tödliche Temperaturminimum für den Skelettmuskel — besonders den Gastrocnemius von Rana esculenta — wurde genau erst von Jensen und Fischer[2]), und zwar durch innere thermoelektrische Messung, festgestellt. Es befindet sich bei — 3,0° C. In derselben Weise bestimmte Brunow[3]) den Todespunkt des Gastrocnemius von Rana fusca ebenfalls bei — 3° C. Doch fand er, dass der Todespunkt des normal durchbluteten und im Tier verbliebenen Muskels erst bei etwa — 4° C. liegt.

Über den Kältetod des Warmblütermuskels finde ich nur zwei einigermaassen bestimmte Angaben. Waller[4]) brachte isolierte Säugetierherzen zum Gefrieren und durch Wiedererwärmen zum Leben. Dieselbe Erfahrung machte H. E. Hering[5]) am Affenherzen.

Über Versuche am Skelettmuskel eines Säugetieres ist mir nichts bekannt.

B. Plan und allgemeine Methodik der vorliegenden Untersuchungen.

In der vorliegenden Arbeit soll die Kälteschädigung und der Kältetod des Säugetiermuskels untersucht werden. Zu diesem Zwecke wurden zunächst die dem Körper des frisch getöteten Tieres entnommenen Muskeln abgekühlt und auf ihre Kältebeständigkeit geprüft. Weiterhin wurden aber auch aus später zu erläuternden Gründen Muskeln im lebenden Tier abgekühlt und derselben Prüfung unterzogen.

Die allgemeine Methodik der Abkühlung und der Kältemessung lehnt sich an die von Jensen und Fischer (l. c.) sowie von

1) Cameron and Brownlee, The effect of low temperatures on cold-blooded animals. Quarterly journ. of exp. Physiol. vol. VII. 1913.

2) P. Jensen und H. W. Fischer, Zentralbl. f. Physiol. Bd. 23 S. 297. 1909, und Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 11 S. 23. 1910; ferner H. W. Fischer, Gefrieren und Erfrieren, in Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. 10 S. 133.

3) H. Brunow, Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 13 S. 367. 1912.

4) Waller and Reid, Philosoph. Transact. Roy. Soc. of London vol. 178 p. 215. 1887.

5) H. E. Hering, Pflüger's Arch. Bd. 99 S. 245. 1903.

Brunow (l. c.) beim Frosch angewandte an: das betreffende Präparat wurde, umgeben von einem Luftmantel, in einer Kältemischung von Alkohol bzw. Äther und fester Kohlensäure abgekühlt. Das Kältebad befand sich in einem zylinderförmigen Dewargefäss von 26 cm lichter Höhe und 12 cm lichtem Durchmesser, umfangreichere Präparate in einem solchen von 30 cm Höhe und 13 cm Durchmesser; hier hielt sich die Temperatur der Mischung so konstant, dass der Unterschied vor und nach dem Versuch höchstens 1,5° C. ausmachte. Die Temperatur konnte vor den einzelnen Versuchen durch Zusatz verschieden grosser Mengen von fester Kohlensäure beliebig reguliert werden.

Die Temperatur der Präparate wurde in ihrem Inneren thermoelektrisch gemessen durch zwei gegeneindergeschaltete Thermonadeln, von denen die eine in schmelzendem Eis, die andere in der Mitte des Präparates befestigt war. Es wurden zwei verschiedene derartige Thermoelemente verwendet, nämlich solche aus Eisenkonstantan und solche aus Kupferkonstantan. Die Feststellung der Temperaturen erfolgte mittels eines Deprez-d'Arsonval-Galvanometers mit Spule für Thermoströme, nebst Skala und Fernrohr. Die Empfindlichkeit des Galvanometers wurde so gestaltet, dass 1 mm der Skala 0,1° C. entsprach, so dass die Temperatur bis zu $^1/_{10}$° C. genau abgelesen, bis zu $^1/_{100}$° C. geschätzt werden konnte.

Um Fehler, die durch Veränderungen der Nadeln bedingt sein konnten, auszuschalten, wurden diese in Zwischenräumen von einigen Wochen genau geeicht. Es ergab sich jedoch, dass sie von Anfang bis Ende der Versuche unverändert geblieben waren.

C. Eigene Untersuchungen über Kälteschädigung und Kältetod des quergestreiften Säugetiermuskels.

I. Untersuchungen an der Wanderratte (Mus decumanus).

Am geeignetsten zur Ausführung der Abkühlungsversuche am isolierten Säugetiermuskel schien mir der Gastrocnemius der Wanderratte zu sein. Die Vorzüge des Rattenmuskels anderen Säugetiermuskeln gegenüber liegen in einer verhältnismässig grossen Lebenszähigkeit, in der für die Versuche geeigneten Form und Grösse — der Muskel entspricht in dieser Beziehung etwa dem Gastrocnemius von Rana fusca — und in der mit nicht allzu grossen Schwierig-

keiten verbundenen Möglichkeit, grosse Mengen gleichwertigen Materials zu beschaffen.

Die Versuche wurden teils im Winter, teils im Sommer ausgeführt; ihre Ergebnisse waren unabhängig von der Jahreszeit.

a) Isolierter Muskel.

1. Spezielle Methodik.

α) Die Herstellung des Muskelpräparates und seine Abkühlung.

Der abzukühlende Muskel wurde möglichst schnell aus der frisch getöteten Ratte herauspräpariert, und zwar wurde sein fleischiger Ursprung ganz dicht am Knochen abgetrennt, ebenso wurde die Ansatzsehne möglichst weit distal durchschnitten. Um beide Enden wurde ein starker Seidenfaden geschlungen, von denen der an der distalen Sehne befestigte dazu diente, den Muskel in eine sich unten verjüngende Glasröhre hineinzuziehen, deren innerer Wandung der Muskel nun anlag. An dem Faden, der den Muskel am proximalen Ende umschlang, konnte der Muskel nach Beendigung des Versuchs wieder herausgezogen werden.

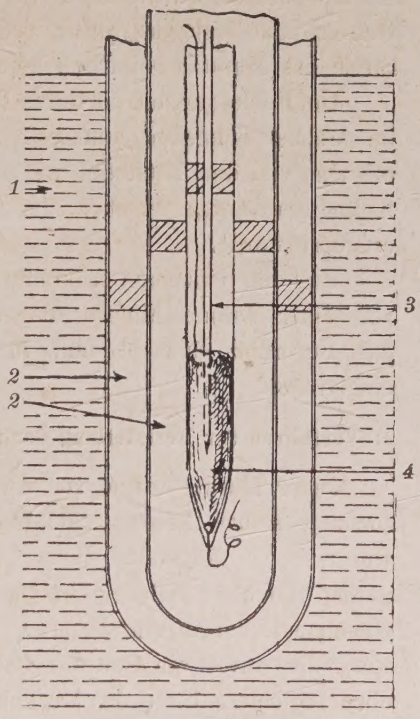

Fig. 1. Der isolierte Muskel im Kältebad.
1 Kältebad, *2* Luftmantel, *3* Thermonadel, *4* Muskel.

Um diese innere Röhre konnten je nach Bedürfnis ein oder zwei verschieden weite äussere Glasröhren mit Korkführung gezogen werden (Fig. 1). Durch die verschiedene Weite und Anzahl der äusseren Röhren konnte dieser in das Kältebad einzutauchende Apparat so verändert werden, dass das Temperaturgefälle des Muskels hierdurch wie auch durch die oben erwähnte verschiedene Badtemperatur beliebig variiert werden konnte.

Die Thermonadel wurde in die Mitte des Muskels eingelassen und durch Korkführung in der inneren Glasröhre festgehalten. Es konnten nun bei der Temperaturmessung durch das verschieden tiefe Eintauchen des Apparates in das Kältebad Fehlerquellen entstehen, und zwar dergestalt, dass bei einem zu tiefen Eintauchen die niedrige Badtemperatur, die durch die Glasröhren hindurch das oberhalb des Muskels befindliche Stück des Thermoelementes traf, in diesem bis zur Lötstelle weitergeleitet wurde, so dass die Nadel zu niedrige Temperaturen angab. Ebenso konnte aber bei zu geringem Eintauchen die Nadel durch die von oben zufliessende Wärme in umgekehrter Richtung beeinflusst werden. Das ziemlich richtige Mittel wurde unter Verwendung von Flüssigkeiten, deren Gefrierpunkt feststeht (destilliertes Wasser, Kochsalzlösungen), an Stelle des Muskels empirisch gefunden [1]).

Um Fehlerquellen, die durch Bildung eines galvanischen Elementes im Muskel entstehen konnten, auszuschalten, wurde das Thermoelement von den Lötstellen an genügend weit aufwärts mit einem Kollodiumüberzug versehen, der vor ungefähr jedem fünften Versuch erneuert wurde.

Bei den einzelnen Abkühlungsversuchen wurden in Abständen von einer halben Minute die Ablesungen der Temperatur durch das Fernrohr gemacht und in das betreffende Versuchsprokotoll eingetragen.

β) **Verfahren der Feststellung der Schädigung des abgekühlten Muskels.**

Jeder Muskel wurde vor wie nach der Abkühlung einer Untersuchung seiner Leistungsfähigkeit unterzogen. Zu diesem Zweck wurde er in folgenden Reizapparat gebracht (Fig. 2). Die nach unten gerichtete Achillessehne wurde in einen kleinen Platinhaken eingehängt, der in eine U-förmig gebogene Glasröhre eingeschmolzen war, die durch ein Stativ gehalten wurde. Das proximale, nach oben gerichtete Ende des Muskels wurde mit einem gleichen Haken gefasst, der mit dem einen Arm eines zweiarmigen Schreibhebels verbunden war. Letzterer registrierte die Zuckungen auf einer sich drehenden berussten Trommel.

---

1) Diese Kontrolle genügte für meine Zwecke, obgleich ja geringe Fehler im einzelnen Falle auch so nicht sicher auszuschliessen sind; vgl. hierüber P. Jensen, Zur Analyse der Abkühlungskurven des Muskels und einiger anderen Körper. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 14 S. 327 f. 1913.

Als Reizelektroden dienten die beiden Platinhaken, an denen der Muskel aufgehängt war. Sie waren mit der sekundären Spule eines du Bois-Reymond'schen Schlitteninduktoriums verbunden. Gereizt wurde bei verschiedenen Rollenabständen mit Einzel-

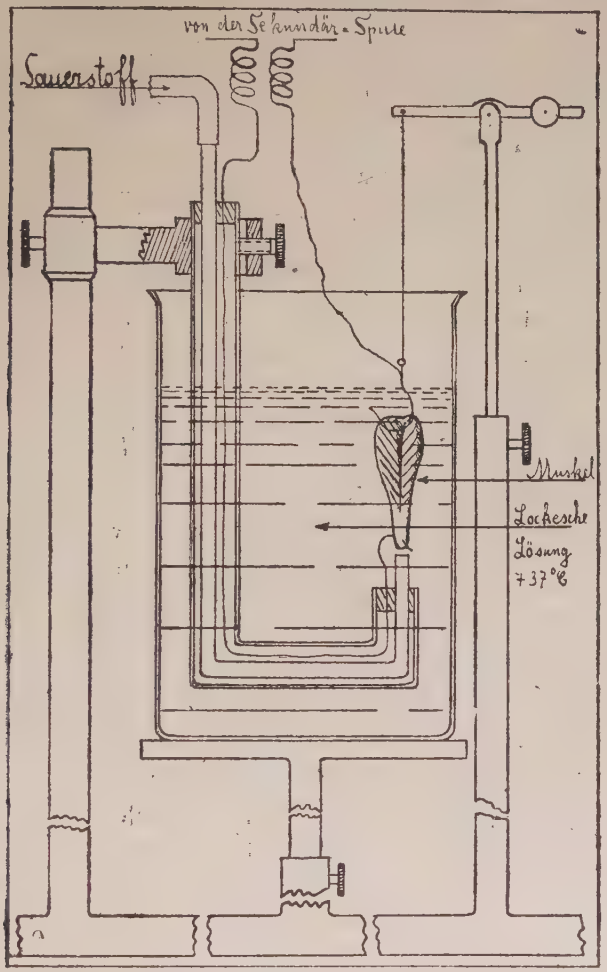

Fig. 2. Reizvorrichtung und körperwarmes Sauerstoffbad für den abgekühlten Muskel.

induktionsschlägen, jedoch wurden nur die Kurven der Öffnungsschläge registriert.

Es wurden nun erstens die Reizschwellen der einzelnen Muskeln vor und nach dem Kälteversuch festgestellt und miteinander verglichen. Dann aber wurden in derselben Weise auch die

Maximalhubhöhen verglichen und dabei die Endhubhöhe durch die Anfangshubhöhe dividiert; so erhielt ich Dezimalbrüche, die eine direkte Vergleichung der Hubhöhenänderungen der Muskeln der verschiedenen Versuche ermöglichten. Wenn zum Beispiel die Maximalhubhöhe[1]) eines Muskels vor der Abkühlung 15 mm, nach dem Versuch dagegen nur noch 4,5 mm beträgt, so ist die Hubhöhe des durch Kälte geschädigten Muskels gleich $\frac{4,5}{15} = \frac{3}{10}$ des intakten Muskels. Es konnten so die Maximalhubhöhen der einzelnen Muskeln, die einen guten Indikator für die Leistungsfähigkeit und die Schädigung derselben darstellen, in Zehnteln miteinander verglichen werden.

Das mechanische Latenzstadium ist bei allen Zuckungskurven registriert, wird aber nicht diskutiert. Letzteres gilt auch für die Frage des zeitlichen Verlaufes der Zuckungskurve.

Die Hebelvergrösserung war in Versuch 1—30 gleich 2:1, von Versuch 31 an aufwärts gleich 4:1. Letztere Vergrösserung wurde angewandt, weil die meisten Muskeln von Versuch 31 an aufwärts so stark geschädigt waren, dass die geringe Höhe der Zuckungskurve eine genaue Messung derselben erschwerte. Aus demselben Grund wurde in Versuch 1—30 mit 1,6 Volt, von Versuch 31 an aufwärts mit 3,2 Volt Spannung an der primären Spule gereizt.

Das Gewicht an der Schreibseite des Hebels wurde bei der verschiedenen Grösse der Muskeln so gewählt, dass der Muskel eben straff gespannt war.

γ) Über die Anwendung des körperwarmen Sauerstoffbades zur Erholung des Muskels.

Muskeln, die nach dem Abkühlungsversuch unerregbar waren und tot zu sein schienen, setzte ich einem körperwarmen Sauerstoffbad aus, um zu prüfen, ob die Kälteschädiguug vielleicht zum Teil reversibel sei. Über die dabei erzielten Erfolge werde ich weiter unten berichten und hier nur kurz das Wesentliche dieses Verfahrens anführen.

Wie aus Fig. 2 ersichtlich ist, wurde in dem Glasrohr, das den Platinhaken zum Befestigen der Muskelsehne trug, ein zweites Rohr angebracht, das dicht unterhalb des Platinhakens endigte, und durch das von einem Gasometer her Sauerstoff geleitet werden konnte.

1) Über die Hebelvergrösserung siehe dieselbe Seite weiter unten.

In einem Glasgefäss wurde Locke'sche Lösung (mit einem Traubenzuckerzusatz von 1 %) auf 37° C. erwärmt. Dies Gefäss konnte auf einem verstellbaren Tisch von unten her über den feststehenden Halter mit dem Muskel geschoben werden. Der Sauerstoffstrom bestrich nun gleichmässig die ganze Oberfläche des Muskels, seine Stärke konnte durch den Hahn des Ausflussrohres reguliert werden. Da das Sauerstoffbad höchstens 30 Minuten dauerte, so konnte die geringe allmähliche Abkühlung des Bades nicht schaden; nötigenfalls wurde es durch einen Bunsenbrenner bald wieder auf die gewünschte Temperatur von 37° C. gebracht, was nach einiger Übung leicht gelang.

Sehr wichtig war, wie auch Bottazzi[1]) erwähnt, die richtige Zusammensetzung der Lösung:

NaCl . . .	0,9 %
$CaCl_2$ . . .	0,02 %
KCl . . .	0,02 %
$NaHCO_3$ . .	0,02 %
Traubenzucker	0,1 %.

Kleine Fehler in der Zusammensetzung hatten Versagen oder geringe Wirkung des Sauerstoffbades zur Folge.

Die hier beschriebene Anordnung des Sauerstoffbades ermöglichte es mir, die zu untersuchenden Muskeln, die sämtlich in diesen Halter eingespannt wurden, bei Bedarf in kürzester Zeit einem körperwarmen Sauerstoffbade auszusetzen. Es genügten dazu zwei kleine Handgriffe: das Emporschieben des Tisches mit der Locke-schen Lösung und das Aufdrehen des Gasometerhahnes. Ebenso war das Präparat durch Herunterlassen des Tisches jederzeit zur Untersuchung durch elektrische Reizung bereit.

Die rasche Ausführung dieser Maassnahmen ist bei der bekannten Hinfälligkeit isolierter Säugetiergewebe von grösster Wichtigkeit für den Erfolg der Behandlung.

2. Versuche und Ergebnisse.

a) Feststellung von Kälteschädigung und Kältetod der bei verschieden tiefen Temperaturen gefrorenen Muskeln.

Um den Todespunkt des isolierten Rattenmuskels festzustellen, wurde eine lange Reihe von Muskeln systematisch immer niedrigeren

1) Ph. Bottazzi, Zeitschr. f. Biol. Bd. 30 N. F. S. 442. 1906.

Temperaturen ausgesetzt. Doch wird von diesen Versuchen hier nur eine Auswahl mitgeteilt werden.

In der linken Spalte der Versuchsprotokolle ist die Zeit angegeben, zu der die Temperaturablesungen vorgenommen wurden. Die folgende Spalte bietet dann diese Muskeltemperaturen, wie sie sich aus den abgelesenen Skalenteilstrichen ergeben. In der dritten Spalte sind Veränderungen oder Besonderheiten an der Apparatur oder am Präparat verzeichnet. Die Formel $0 = \pm 0$ in dieser Spalte bedeutet, dass bei einer Prüfung des Nullpunktes 0° mit Teilstrich 0 der Skala übereinstimmt [1]), während $0 = +0{,}1$ besagt, dass sich der Nullpunkt durch irgendwelche unbeabsichtigte Einwirkungen auf das Galvanometer oder auf die Ablesevorrichtung um 0,1° C. nach der + Seite hin verschoben hat, was nachher bei der Berechnung der wahren Temperaturen des Muskels mit zu veranschlagen ist.

Die Temperaturablesungen wurden in Zwischenräumen von $^1/_2$ zu $^1/_2$ Minute gemacht. In diesen Protokollen sind der Übersicht halber nur die Minutenablesungen angeführt und nur bei besonders wichtigen Punkten auch die Zwischenablesungen eingefügt.

Versuch 49. 24. Februar 1914. Kräftiger, ausgewachsener Albino, getötet 6 h 50′ nachmittags.

Tabelle I.

Zeit	Temperatur	Bemerkungen	Zeit	Temperatur	Bemerkungen
	C.			C.	
6 h 55′	+27,0°	Kältebad — 20° C.	nach 11′	+ 0,8°	
nach 6′	+ 6,0°	Zimmer +23,5° C.	„ 12′	+ 3,8°	
„ 7′	+ 3,4°		„ 13′	—	0 = + 0,05° C.
„ 8′	+ 1,2°		„ 14′	+ 8,5°	
„ 9′	— 0,7°		„ 14½′	+ 9,5°	rascheres Erwärmen
„ 9½′	— 1,3°	Unterkühlung			
„ 10′	— 0,85°	! niedrigste Temperatur [2]), langsames Erwärmen	„ 15½′	+25,0°	Ende 7 h 10½′

1) D. h. bei gleicher Temperatur der beiden Thermonadeln und bei Öffnung des Stromkreises stellte sich der Teilstrich 0 der Skala in dem Fadenkreuz des Fernrohres ein.

2) Mit „niedrigster Temperatur“ ist hier und in allen folgenden Tabellen das Temperaturminimum gemeint, das der Muskel im gefrorenen, nicht unterkühlten, Zustande erreicht hat.

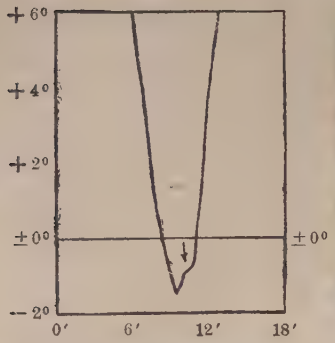

Fig. 3. Abkühlungskurve des Muskels 49. (Über die Bedeutung des Pfeiles s. S. 11.)

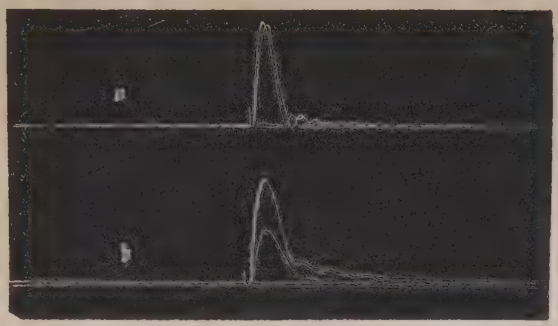

Fig. 4. Zuckungskurve des Muskels 49. (Vergr. 4 : 1.)

Tabelle II.

Leistungen des Muskels 49 (Hebelvergrösserung 4 : 1).

Muskel 49	a) vor der Abkühlung	b) nach der Abkühlung
Reizschwelle	R.-A. 15	R.-A. 12
Maximalhubhöhe	15 mm	15 mm = $^{10}/_{10}$ Anfangshubhöhe

Wie aus dem Protokoll und der Abkühlungskurve des Muskels 49 hervorgeht (Tabelle I und Fig. 3), wurde der Muskel, nach einer geringen Unterkühlung bis —1,3°, bis zu seinem Gefrierpunkt auf —0.85° C., mit der Verbesserung des Skalenfehlers[1]) von Minute 13, auf —0,9° C. abgekühlt. In diesem Augenblick, bei Minute 10, wurde die innere Röhre, die den Muskel enthielt, aus dem Kältebad gezogen, was in der Spalte „Bemerkungen" durch ein Ausrufungszeichen und in der Abkühlungskurve durch einen nach unten gerichteten Pfeil ausgedrückt ist. Die Röhre wurde nun der Zimmertemperatur von + 23,5° C. ausgesetzt und der Muskel so wieder langsam erwärmt. Als bei Minute 14½ diese Erwärmung + 9,5° C. erreicht hatte, wurde die Röhre in die Hand genommen und dadurch der Muskel innerhalb 1 Minute auf + 25° C. gebracht[2]). 15½ Minuten nach Beginn der Abkühlung, nämlich um 7 h 10½′ war der Versuch beendet.

1) S. S. 10.

2) Diese verschiedenen Bedingungen der Wiedererwärmung sind stets bei der Beurteilung der mit der Abkühlungskurve zusammengezeichneten Wiedererwärmungskurve zu berücksichtigen.

Bei der Betrachtung der Leistungen des Muskels, die aus der Leistungstabelle und der Zuckungskurve (Tabelle II und Fig. 4) hervorgehen, fällt sofort auf, dass die Reizschwelle des Muskels von Rollenabstand 15 auf R.-A. 12 zurückgegangen ist. Dies könnte auf eine gewisse Schädigung des Muskels durch die Abkühlung hindeuten; doch erscheint es mir nach einigen später[1]) mitzuteilenden Versuchen mit Muskeln, die in einer feuchten Kammer bei + 37° C. aufbewahrt wurden, richtiger, diese Schädigung auf die seit etwa 20 Minuten bestehende Isolierung des Muskels aus seiner natürlichen Umgebung zurückzuführen. Im Gegensatz zu dieser Abnahme der Reizbarkeit ist die Maximalhubhöhe des Muskels nach dem Abkühlungsversuche unverändert geblieben. Überhaupt scheint beim Säugermuskel die Zuckungshöhe von der „Isolierungsschädigung" oder „Zeitschädigung" zunächst weniger betroffen zu werden als die Reizbarkeit. Solange daher nur die letztere vermindert ist, wird man vorwiegend an eine Isolierungsschädigung denken und als Indikator für die Kälteschädigung hauptsächlich die Abnahme der maximalen Hubhöhe verwerten.

Das Ergebnis des Abkühlungsversuchs 49 ist also, dass der Rattenmuskel durch Abkühlung bis zum Gefrierpunkt gleich — 0,9° C. nicht geschädigt oder, wenn man den Rückgang der Reizschwelle als Kälteschädigung auffassen will, doch nur in sehr geringem Maasse geschädigt ist.

Versuch 23. 3. Februar 1914. Mittelkräftiger, ausgewachsener Albino, getötet 10h 50′ morgens.

Tabelle III.

Zeit	Temperatur	Bemerkungen	Zeit	Temperatur	Bemerkungen
	C.			C.	
11h 10′	+17,0°		nach 10′	— 0,8°	
nach 2′	+10,4°	Kältebad –23,0° C.	„ 11′	— 0,6°	
„ 3′	+ 6,4°	Zimmer +17,5° C.	„ 12′	+ 0,5°	
„ 4′	+ 2,7°		„ 13′	+ 2,1°	
„ 5′	— 0,3°		„ 14′	+ 4,0°	
„ 5½′	— 1,3°	Unterkühlung	„ 15′	—	0 = ±0° C.
„ 6′	— 1,0°		„ 16′	+ 7,2°	
„ 7′	— 0,9°		„ 17′	+ 8,8°	
„ 8′	— 0,9°	! niedr. Temperat.[2]) langs. Erwärmen	„ 17½′	+ 9,5°	rascheres Erwärmen
„ 9′	—	0 = ±0° C.	„ 18½′	+24,5°	Ende 11h 28½′

1) S. S. 26.

2) Siehe hierzu Anm. 2 auf S. 10.

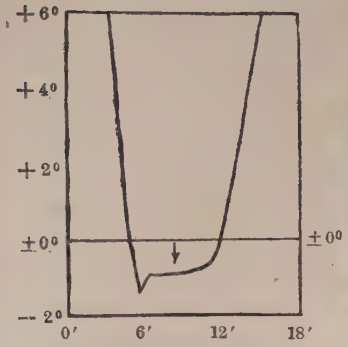

Fig. 5. Abkühlungskurve des Muskels 23. (Über die Bedeutung des Pfeiles s. S. 11.)

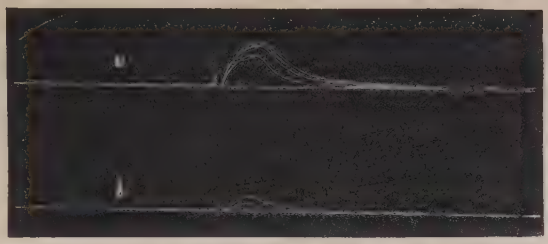

Fig. 6. Zuckungskurve des Muskels 23. (Vergr. 2 : 1.)

Tabelle IV.

Leistungen des Muskels 23 (Hebelvergrösserung 2 : 1).

Muskel 23	a) vor der Abkühlung	b) nach der Abkühlung
Reizschwelle	R.-A. 14	R.-A. 7
Maximalhubhöhe	6 mm	1,8 mm = $^3/_{10}$ Anfangshubhöhe

Wie aus dem Protokoll und der Abkühlungskurve des Muskels 23 hervorgeht (Tabelle III und Fig. 5), ist dieser etwa 3 Minuten lang gefrierend auf seinem Gefrierpunkt gehalten worden. Wenn ich die Kurve mit den Kurven von Muskeln vergleiche, die an ihrem Gefrierpunkt, der im Mittel aus allen Versuchen etwa bei −0,85° C. liegt, ganz durchgefroren waren, so schätze ich, dass Muskel 23 etwa zwei Drittel durchgefroren war[1]).

1) Diese kurze Ausdrucksweise bedarf einiger Erläuterungen. — Zunächst ist zu beachten, dass ein Muskel erst unterhalb seines etwa bei −25° C. liegenden „kryohydratischen Punktes“ vollkommen durchgefroren ist (vgl. hierüber P. Jensen und H. W. Fischer, Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 11 S. 45 ff. 1910), da erst hier etwa der letzte Rest seines Wassers auskristallisiert. (Näheres hierüber bei Jensen und Fischer l. c. S. 56 ff.) Immerhin ist die Hauptmasse seines Wassers, nämlich etwa 75 %, schon gefroren, wenn der Muskel eben unter seinen Gefrierpunkt abgekühlt ist oder, mit anderen Worten, wenn er das Ende der horizontalen Strecke seiner Abkühlungskurve erreicht hat (vgl. Jensen und Fischer l. c. S. 65 ff.). Der Kürze halber möge ein Muskel, der sich in dem letzteren Zustande befindet, bei dem also die ganzen während seiner Gefriertemperatur erstarrenden 75 % seines Wassers gefroren sind, ein „bei seinem Gefrierpunkt (oder bei −0,85° C.) ganz durch-

Im Gegensatz zu dem vorigen Muskel ist dieser Muskel ausserordentlich stark geschädigt. Dies zeigt sich im Rückgang seiner Reizschwelle, ganz besonders aber in dem starken Rückgang der Maximalhubhöhe, denn diese beträgt nach der Abkühlung nur $^{8}/_{10}$ der Hubhöhe vor derselben [1]).

Ein Muskel, der bei seinem Gefrierpunkt durchgefroren und dann noch etwas darüber hinaus, nämlich bis — 1,15° C. abgekühlt wurde, ist der Muskel des Versuchs 25. Man könnte daher erwarten, dass dieser Muskel eine bedeutend grössere Schädigung als der Muskel 23 aufwiese. Dies ist aber nicht der Fall. Die Reizschwelle ist zwar noch etwas mehr von R.-A. 16 auf R.-A. 5 zurückgegangen. Die Hubhöhe hat aber nur wenig mehr als beim vorigen Muskel abgenommen: sie beträgt $^{26}/_{100}$ der Anfangshubhöhe.

Versuch 25. 4. Februar 1914. Ausgewachsener, kräftiger Albino, getötet 3 h 25′ nachmittags.

Tabelle V.

Zeit	Temperatur C.	Bemerkungen	Zeit	Temperatur C.	Bemerkungen
3 h 45′	+21,7°		nach 15½′	— 1,15°	! niedrigste Temperat. [2]) langsam. Erwärmen
nach 3′	+10,1°	Kältebad —16,0° C.			
„ 4′	+ 6,6°	Zimmer +21,0° C.	„ 16′	— 1,1°	
„ 5′	+ 3,6°		„ 17′	— 0,9°	
„ 6′	+ 1,1°		„ 18′	— 0,85°	
„ 7½′	— 1,5°	Unterkühlung	„ 19′	—	0 = ±0° C.
„ 8′	— 0,8°		„ 20′	— 0,7°	
„ 9′	—	0 = ±0° C.	„ 21′	— 0,5°	
„ 10′	— 0,8°		„ 22′	— 0,3°	
„ 11′	— 0,9°		„ 23′	+ 1,0°	
„ 12′	— 0,95°		„ 24′	+ 4,4°	Kältebad — 15,5° C.
„ 13′	— 1,0°		„ 25′	+ 9,2°	
„ 14′	— 1,05°		„ 26′	+11,0°	rascheres Erwärmen
„ 15′	— 1,1°		„ 27′	+25,0°	Ende 4 h 12′ nachm.

gefrorener“ heissen. Dann wäre ein Muskel, von dem entsprechend zwei Dritteln der Horizontalstrecke seiner Abkühlungskurve nur etwa 50 % seines gesamten Wassers gefroren sind, als „zwei Drittel durchgefroren“ zu bezeichnen usw.

1) Im Hinblick auf die bei späteren Versuchen mitgeteilte Tatsache (s. S. 17 ff.), dass die grossen, bei noch stärkeren Abkühlungen erfolgenden Schädigungen durch Einwirkung des körperwarmen Sauerstoffbades zum Teil wieder aufgehoben werden konnten, sei hier erwähnt, dass auch die obigen geringeren Schädigungen im Sauerstoffbad gebessert wurden.

2) Siehe hierzu Anm. 2 auf S. 10.

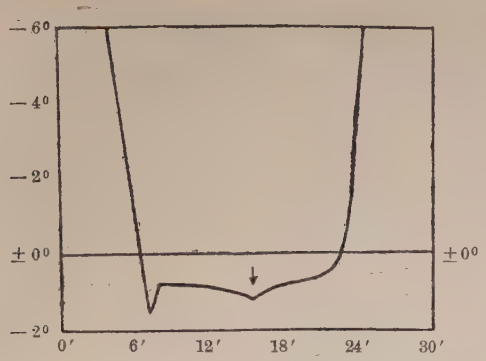

Fig. 7.
Abkühlungskurve des Muskels 25. (Über die Bedeutung des Pfeiles s. S. 11.)

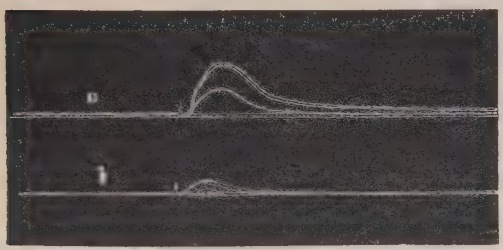

Fig. 8.
Zuckungskurve des Muskels 25. (Vergr. 2 : 1.)

Tabelle VI.

Leistungen des Muskels 25 (Hebelvergrösserung 2 : 1).

Muskel 25	a) vor der Abkühlung	b) nach der Abkühlung
Reizsschwelle	R.-A. 16	R.-A. 5
Maximalhubhöhe	7 mm	1,8 mm = $^{26}/_{100}$ Anfangshubhöhe

Einer bedeutend tieferen Abkühlung als Muskel 25 wurde Muskel 34 ausgesetzt, und zwar wurde er nach dem Protokoll 34 (Tabelle VII) bis —2,48° C., mit Skalenverbesserung[1]) —2,53° C., abgekühlt.

1) S. S. 10.

Versuch 34. 9. Februar 1914. Kräftiger, ausgewachsener Albino, getötet 6 h 40′ nachmittags.

Tabelle VII.

Zeit	Temperatur	Bemerkungen	Zeit	Temperatur	Bemerkungen
	C.			C.	
6 h 55′	+21,0°		nach 20′	— 1,35°	
nach 5′	+ 4,6°	Kältebad —15,0° C.	„ 21′	— 1,45°	
„ 6′	+ 2,0°	Zimmer +18,0° C.	„ 22′	— 1,7°	
„ 7′	— 0,3°		„ 23′	— 1,9°	
„ 8′	— 2,0°		„ 24′	— 2,3°	
„ 8½′	— 2,5°	Unterkühlung	„ 25′	— 2,48°	! niedrigste Temperatur[1]), langsames Erwärmen
„ 9′	— 0,75°				
„ 10′	—	0 = +0,05° C.			
„ 11′	— 0,75°				
„ 12′	— 0,8°		„ 26′	— 1,9°	
„ 13′	— 0,8°		„ 27′	— 1,5°	
„ 14′	— 0,9°		„ 28′	— 1,3°	
„ 15′	— 0,95°		„ 29′	— 1,15°	
„ 16′	—	0 = +0,05° C.	„ 30′	— 0,95°	
„ 17′	— 1,5°		„ 39½′	+11,0°	rascheres Erwärmen
„ 18′	— 1,1°				
„ 19′	— 1,2°		„ 40½′	+20,0°	Ende 7 h 25½′

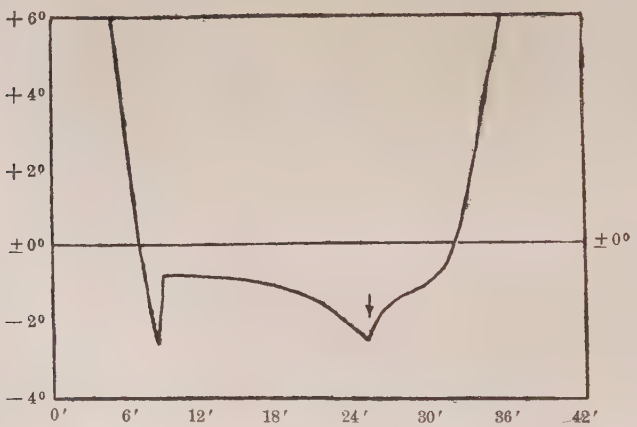

Fig. 9. Abkühlungskurve des Muskels 34.

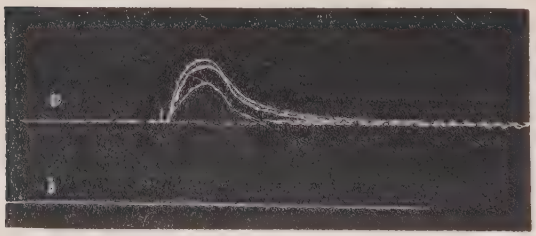

Fig. 10. Zuckungskurve des Muskels 34. (Vergr. 4 : 1.)

1) Siehe hierzu Anm. 2 auf S. 10.

Tabelle VIII.

Leistungen des Muskels 34 (Hebelvergrösserung 4 : 1).

Muskel 34	a) vor der Abkühlung	b) nach der Abkühlung
Reizschwelle	R.-A. 16	R.-A. 5
Maximalhubhöhe	9 mm	0,7 mm = $^{8}/_{100}$ Anfangshubhöhe

Die Reizschwelle ist bei diesem Muskel nicht weiter zurückgegangen. Dagegen zeigt seine Maximalhubhöhe eine weitere Abnahme. Sie ist auf $^{8}/_{100}$ der Anfangshubhöhe gesunken.

Sehr viel intensiver war die Wirkung der Abkühlung auf den Muskel 51, der bis —3,95° C., also fast bis —4° C. abgekühlt wurde. Wie die Leistungstabelle dieses Muskels, Tabelle X, zeigt, ist er nach der Abkühlung nicht mehr erregbar. Um festzustellen, ob diese Unerregbarkeit irreversibel sei oder nicht, setzte ich den Muskel 10 Minuten lang dem körperwarmen Sauerstoffbad aus[1]). Es zeigte sich nun, dass der Muskel noch nicht tot war, sondern sich wieder so weit erholte, dass er die Zuckungskurve in Fig. 12 liefern konnte, die $^{4}/_{100}$ der Maximalhubhöhe vor der Abkühlung repräsentiert.

Versuch 51. 19. März 1914. Kräftiger, ausgewachsener Albino, getötet 4h 10′ nachmittags.

Tabelle IX.

Zeit	Temperatur	Bemerkungen	Zeit	Temperatur	Bemerkungen
	C.			C.	
4h 20′	+28,0°		nach 17′	— 1,65°	
nach 4′	+ 8,4°	Kältebad —21,0° C.	„ 18′	— 2,0°	
„ 5′	+ 4,8°	Zimmer +20,0° C.	„ 19′	— 2,5°	
„ 6′	+ 1,5°		„ 20′	— 3,4°	
„ 7′	— 1,3°	Unterkühlung	„ $20^{1}/_{2}$′	— 3,95°	niedrigste Temp.
„ $7^{1}/_{2}$′	— 0,8°				langs. Erwärm.
„ 8′	— 0,8°		„ 21′	— 3,6°	
„ $8^{1}/_{2}$′	—	0 = ±0° C.	„ 22′	— 2,3°	Kältebad -20,5° C.
„ 9′	— 0,8°		„ 23′	— 1,75°	
„ 10′	— 0,85°		„ 24′	— 1,3°	
„ 11′	— 0,9°		„ 25′	— 0,9°	
„ 12′	— 0,95°		„ 26′	— 0,75°	
„ 13′	— 1,0°		„ 27′	— 0,5°	
„ 14′	— 1,5°		„ 28′	± 0°	
„ 15′	— 1,25°		„ 33′	+ 9,3°	rascheres Erw.
„ 16′	— 1,4°		„ 34′	+24,0°	Ende 4h 54

1) S. S. 81.

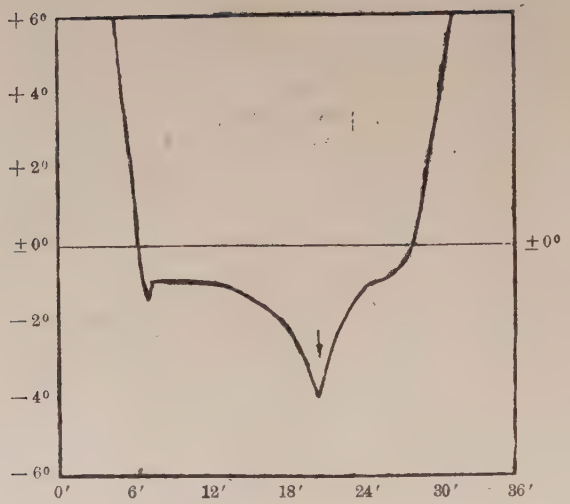

Fig. 11. Abkühlungskurve des Muskels 51.

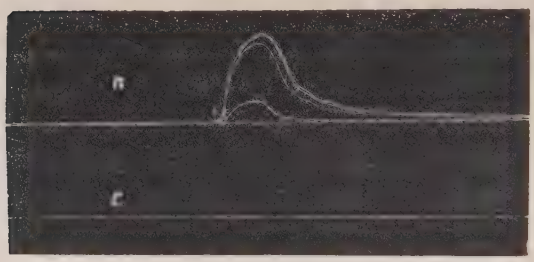

Fig. 12. Zuckungskurve des Muskels 51. (Vergr. 4 : 1.)

Tabelle X.

Leistungen des Muskels 51 (Hebelvergrösserung 4 : 1).

Muskel 51	a) vor der Abkühlung	b) nach der Abkühlung	c) nach 10′ Sauerstoffbad
Reizschwelle	R.-A. 30	—	R.-A. 11
Maximalhubhöhe	12 mm	—	0,5 mm = 4/100 Anfangshubhöhe

Die Reizschwelle ist im Verhältnis zu derjenigen des bis auf — 2,5 ° C. abgekühlten Muskels noch mehr zurückgegangen, nämlich von R.-A. 30 auf R.-A. 11.

Es sei hier bemerkt, dass die Kurve dieses Muskels die letzte Zuckungskurve ist, die ich bei diesen Abkühlungsversuchen erhielt.

Muskeln, die tiefer als —4° C. abgekühlt wurden, zeichneten auch nach längerem Sauerstoffbad bei stärkster Reizung keine Kurven mehr auf, sondern zeigten nur noch für das Auge allerdings sehr gut sichtbare Zuckungen einzelner Muskelfasern.

Ein solcher Muskel ist Muskel 64, der bis auf —6,2° C. abgekühlt wurde.

Auch dieser Muskel zeigte sich direkt nach dem Versuch unerregbar. Nach 10 Minuten Sauerstoffbad konnte man jedoch an mehreren Stellen der Muskeloberfläche geringe, aber deutlich sichtbare Reaktionen auf die elektrische Reizung beobachten.

Die Reizschwelle war noch etwas mehr als vorher, von R.-A. 24 auf R.-A. 3, gesunken (Tabelle XII).

Versuch 64. 9. Mai 1914 Mittelstarke, gescheckte Ratte, getötet 6h 25′ nachmittags.

Tabelle XI.

Zeit	Temperatur	Bemerkungen
	C.	
6h 30′	+22,0°	
nach 4′	+ 0,6°	Kältebad —37,5° C.
„ 4½′	— 1,1°	Unterkühlung
„ 5′	— 0,85°	
„ 6′	—	0 = ± 0° C.
„ 7′	— 0,85°	
„ 8′	— 0,85°	Zimmer + 16,0° C.
„ 9′	— 0,95°	
„ 10′	— 1,1°	
„ 11′	—	0 = ± 0° C.
„ 12′	— 2,3°	
„ 13′	— 4,1°	
„ 14′	— 6,0°	
„ 14½′	— 6,2°	! niedrigste Temperatur, langsames Erwärmen
„ 15′	— 4,0°	
„ 16′	— 2,7°	
„ 17′	— 2,2°	
„ 18′	— 1,8°	Kältebad —37,0° C.
„ 19′	— 1,4°	
„ 20′	—	0 = + 0° C.
„ 21′	— 1,1°	
„ 22′	— 0,8°	
„ 23′	— 0,7°	
„ 24′	— 0,6°	
„ 25′	— 0,3°	
„ 27½′	+10,0°	raschere Erwärmung
„ 29′	+25,0°	Ende 6h 59′

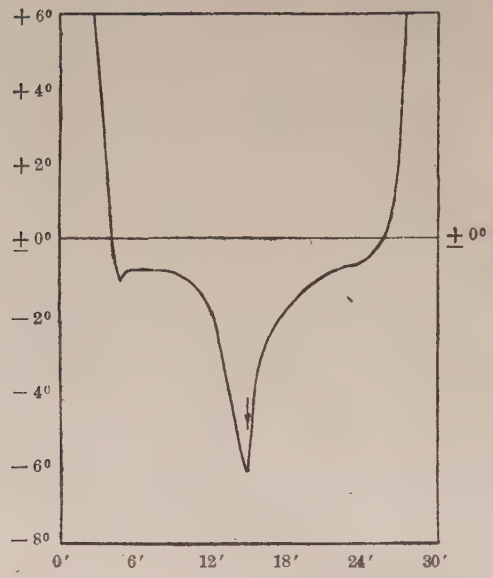

Fig. 13. Abkühlungskurve des Muskels 64.

Tabelle XII.

Leistungen des Muskels 64 (Hebelvergrösserung 4 : 1).

Muskel 64	a) vor der Abkühlung	b) nach der Abkühlung	c) nach 10′ Sauerstoffbad
Reizschwelle	R.-A. 24	—	R.-A. 3
Maximalhubhöhe	13 mm	—	minimal

Mit der Abkühlung des vorstehenden Versuches ist aber auch etwa das vitale Temperaturminimum des isolierten Rattenmuskels erreicht, wie Versuch 78 zeigt (Tabelle XIII und XIV und Fig. 14), bei dem der Muskel um 0,1° C. tiefer, nämlich bis —6,3° C., abgekühlt wurde.

Versuch 78. 6. Juni 1914. Kräftiger, ausgewachsener Albino, getötet 6h 25′ nachmittags.

Tabelle XIII.

Zeit	Temperatur	Bemerkungen	Zeit	Temperatur	Bemerkungen
	C.			C.	
6h 30′	+18,0°		nach 4′	— 0,6°	Zimmer +24,0° C.
nach 3′	+ 2,7°	Kältebad —35,0° C.	„ 4½′	— 1,0°	Unterkühlung

Tabelle XIII (Fortsetzung).

Zeit	Temperatur	Bemerkungen	Zeit	Temperatur	Bemerkungen
	C.			C.	
nach 5′	— 0,75°		nach 16′	— 2,0°	
„ 6′	— 0,8°		„ 17′	— 1,5°	Kältebad
„ 6½′	—	0 = ±0° C.			— 35,0° C.
„ 7′	— 0,8°		„ 18′	— 1,25°	
„ 8′	— 0,8°		„ 19′	— 1,1°	
„ 9′	— 1,15°		„ 20′	— 0,9°	
„ 10′	— 1,15°		„ 21′	— 0,75°	
„ 11′	— 2,1°		„ 22′	— 0,4°	
„ 12′	— 3,0°		„ 23′	+ 0,4°	
„ 13′	— 4,8°		„ 27′	+ 8,5°	rascheres Erwärmen
„ 14′	— 6,3°	niedrigste Temper., langsam. Erwärm.	„ 28′	+ 25,0°	Ende 6h 58′ nachmittags
„ 15′	—	0 = ±0° C.			

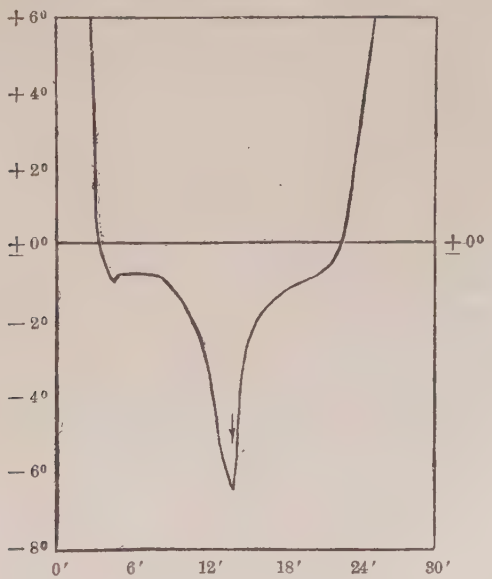

Fig. 14. Abkühlungskurve des Muskels 78.

Tabelle XIV.

Leistungen des Muskels 78 (Hebelvergrösserung 4 : 1).

Muskel 78	a) vor der Abkühlung	b) nach der Abkühlung	c) nach 15′ und 30′ Sauerstoffbad
Reizschwelle	R.-A. 26	—	—
Maximalhubhöhe	15 mm	—	—

Der Muskel war nach der Wiedererwärmung unerregbar. Er wurde 15 Minuten dem körperwarmen Sauerstoffbad ausgesetzt, zeigte sich aber auch dann reaktionslos. Das Sauerstoffbad wurde nun bis auf 30 Minuten ausgedehnt und der Muskel mit stärksten Öffnungsschlägen gereizt. Aber auch jetzt war bei genauester Beobachtung keine Bewegung festzustellen. Der Muskel war tot (Tabelle XIV).

Dasselbe Resultat ergaben alle anderen Versuche, bei denen der Muskel bis —6,3° C. oder noch weiter gefroren wurde, während alle Muskeln, die bis —6,2° C. oder nicht so weit abgekühlt waren, mit einer Ausnahme — ein Muskel, der bis —5,9° C. abgekühlt war, war tot — erregbar blieben.

Der Todespunkt des isolierten Rattenmuskels liegt also zwischen —6,2° und —6,3° C.[1]).

β) Zusammenstellung der einzelnen Ergebnisse.

In Tabelle XV habe ich eine Zusammenstellung der Leistungen von 35 Muskeln gemacht, die verschieden tiefen Abkühlungen unterzogen worden waren. Zur Erläuterung dieser Tabelle sei angegeben, dass in Spalte 1 die Nummer der Versuche, in Spalte 2 der Grad ihrer tiefsten Abkühlung im gefrorenen Zustande[2]) und in Spalte 3 die Höhe ihrer Maximalhubhöhen nach der Abkühlung, bezogen auf die Maximalhubhöhen vor der Abkühlung, und zwar in Zehnteln bzw. Hundertsteln, angegeben sind. Spalte 4 endlich zeigt einen Vergleich der Reizschwellen der Muskeln vor und nach der Abkühlung, ausgedrückt in Rollenabständen des Reizinduktoriums. Ein Stern hinter der Versuchsnummer in Spalte 1 bedeutet, dass der Muskel erst nach Einwirkung des körperwarmen Sauerstoffbades wieder erregbar wurde.

Aus der Tabelle ist also beispielsweise zu entnehmen, dass der Muskel des Versuchs 35, der bis auf —2,7° C. abgekühlt war, hierdurch seine Erregbarkeit verloren hatte und sie erst nach dem Sauerstoffbade wiedergewann, dass er jetzt eine Maximalhubhöhe aufwies, die $^4/_{100}$ der Maximalhubhöhe des intakten Muskels betrug, und dass zur Erzielung des Schwellenreizes des so behandelten Muskels eine Verschiebung der Sekundärspule von Rollenabstand 21 vor dem Versuch auf Rollenabstand 5 nach dem Versuch nötig war.

1) Vgl. hierzu S. 29.
2) S. 29 f.

Tabelle XV.

Leistungen von 35 verschieden tief abgekühlten isolierten Rattenmuskeln.

1. Versuchsnummer	2. Tiefste Abkühlung des Muskels[1]	3. Endhubhöhe : Anfangshubhöhe	4. Anfangs- : Endreizschwelle
	C.		
7	— 0,3°	10/10	14 : 14
47	Beginn des Gefrierens	10/10	15 : 12
49	Beginn des Gefrierens	10/10	15 : 12
21	— 0,85°[2] 1/3 gefroren[3]	4/10	18 : 8
23	— 0,85°[2] 2/3 gefroren[3]	3/10	14 : 7,5
24	— 0,85°[2] durchgefroren	2/10	15 : 5
25	— 1,15°	2,6/10	16 : 5
30	— 1,45°	4/10	14 : 8
28	— 1,75°	minimal	10 : 0
31	— 2,05°	2/10	nicht gemessen
32	— 2,35°	minimal	15 : 2,5
34	— 2,53°	0,8/10	16 : 5
35*	— 2,7°	0,4/10	21 : 5
37	— 2,95°	0,5/10	22 : 7,5
38*	— 3,28°	1/10	21 : 10
40	— 3,6°	minimal	20 : 5
51*	— 3,95°	0,4/10	30 : 11
45*	— 4,5°	minimal	20 : 0
46*	— 5,1°	minimal	14 : 0
54*	— 5,36°	minimal	20 : 0
48*	— 5,45°	minimal	37 : 0
53* und 55*	— 5,55°	minimal	21 : 0
56*	— 5,65°	minimal	25 : 5
57* und 60*	— 5,75°	minimal	33 : 0
58*	— 5,8°	minimal	27 : 7
50*	— 5,9°	tot?	—
81*	— 6,0°	minimal	27 : 5
62* und 64*	— 6,2°	minimal	24 : 3
78*	— 6,3°	tot	—
79*	— 6,4°	tot	—
63* und 67*	— 6,6°	tot	—

Will man die Schädigung, die der isolierte Rattenmuskel durch verschieden tiefe Abkühlung erleidet, mit Hilfe der Leistungstabelle graphisch darstellen, so kann man sich zweier verschiedener Methoden bedienen. Man kann entweder den Vergleich der Reizschwellen oder den der Maximalhubhöhen als Indikator der Kälteschädigung eines Muskels benutzen. Aus dem Seite 12 genannten Grunde habe ich zu diesem Zwecke die Maximalhubhöhen verwendet.

Demnach wurde die „Kälteschädigungskurve“ in der Weise gewonnen, dass die maximale Hubhöhe des Muskels als Funktion

1) S. Anm. 1 auf S. 13 und ferner S. 26 ff.

2) Das ist der Gefrierpunkt des Rattenmuskels, wie er sich im Mittel aus meinen Versuchen ergibt (vgl. auch S. 13).

3) Erläuterung hierzu S. 13, Anm. 1.

seiner Abkühlungsgeschwindigkeit oder Abkühlungskurve dargestellt wurde, entsprechend der Gleichung $H = f\left(\frac{d\vartheta}{dt}\right)$, worin ϑ die Temperatur und t die Zeit bedeutet. Die hierbei benutzte Abkühlungs-

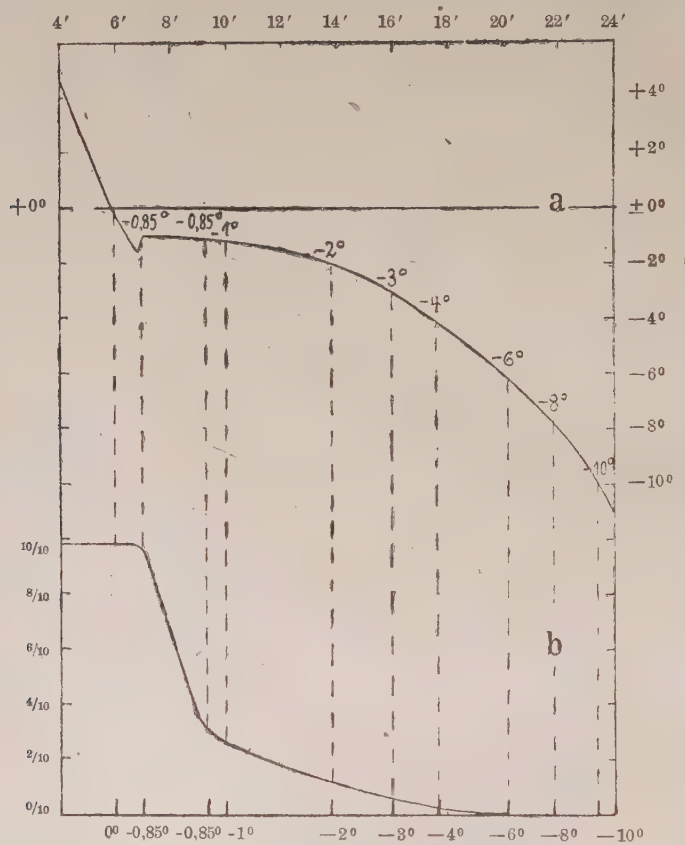

Fig. 15. Kälteschädigungskurve des isolierten Rattenmuskels. Kurve a = durchschnittliche Abkühlungskurve der Muskeln in den vorliegenden Versuchen. (Anderer Maassstab als in den Abkühlungskurven 3, 5, 7, 9 usw., bei denen 1 cm der Abszisse = 6 Min. ist.) Die zugehörige Abszissenlinie, welche die Temperatur des entsprechenden Kältebades (ca. −35° C.) ergeben würde, ist hier nicht gezeichnet; sie würde erheblich unterhalb der Zeichnung liegen. Kurve b = Kurve der Hubhöhen des Muskels in ihrer Abhängigkeit von der Abkühlungskurve. Hubhöhe $^{10}/_{10}$ = normale Hubhöhe des ungeschädigten Muskels. Näheres S. 23 ff.

kurve war eine solche, wie sie sich als Durchschnitt aus den in meinen Versuchen beobachteten Abkühlungskurven[1]) ergab. Sie ist in Fig. 15

1) Da diese Kurve aus den Abkühlungskurven des isolierten Muskels und der später (S. 39 ff.) mitzuteilenden Kurven des durchbluteten Muskels kom-

mit *a* bezeichnet; ihre Ordinaten (ϑ) sind in Celsiusgraden, ihre Abszissen (t) in Minuten angegeben. Bei der darunter gezeichneten Kälteschädigungskurve *b* bedeuten die Ordinaten die Hubhöhen des Muskels in Zehnteln der normalen Hubhöhe des frischen Muskels; um die Art ihrer Abhängigkeit von der Abkühlungskurve zu demonstrieren, sind die den besonders ausgezeichneten Punkten der letzteren entsprechenden Punkte der Hubhöhenkurve durch Projektionen miteinander verbunden [1]).

Diese Kälteschädigungskurve zeigt uns also beispielsweise, dass ein Muskel, der bis -3° C. abgekühlt wurde, noch eine Maximalhubhöhe von $^{0,7}/_{10}$ des normalen Betrages besitzt, dass er demnach um 93 % geschädigt ist; und durch die Projektion des -3° C. entsprechenden Punktes der Kurve *b* auf die Abkühlungskurve *a* wird ferner diejenige Strecke der letzteren begrenzt, die den zeitlichen Verlauf der Abkühlung des Muskels bis zu der genannten Temperatur darstellt.

Betrachtet man die Kälteschädigungskurve des Muskels im ganzen, so sieht man sofort, dass der Muskel die grösste Schädigung während des Verharrens auf dem Gefrierpunkt erleidet. Man kann ihn abkühlen bis zum Gefrierpunkt hin, etwa $-0{,}85^{\circ}$ C.; wenn man ihn jetzt gleich wieder erwärmt, so wird er noch seine volle Hubhöhe zeigen. Lässt man aber den Muskel nach Erreichung des Gefrierpunktes noch weiter gefrieren bis zu dem Punkte, wo seine Temperatur weiter zu sinken beginnt, mit anderen Worten, wo der Muskel grösstenteils durchgefroren [2]) ist, so zeigt sich ein Rückgang seiner Maximalhubhöhe um $^{7}/_{10}$. Er hat nur noch $^{3}/_{10}$ der Anfangshubhöhe. Von nun ab aber schreitet die Schädigung nicht in demselben Maasse fort, die Kurve fällt langsam, um zwischen — 6,2 und $-6{,}3^{\circ}$ C. die Abszissenlinie zu erreichen.

---

biniert ist, so weicht sie von den gewöhnlichen Abkühlungskurven stark wasserhaltiger Körper recht beträchtlich ab; diese Abweichung ist besonders durch die variable Wärmezufuhr zu dem durchbluteten Muskel bedingt.

1) Dieser Art der graphischen Darstellung wurde vor einer Kurve, die die Hubhöhe nur als Funktion der Temperatur angibt, deshalb der Vorzug erteilt, weil in der letzteren nicht der stetige Verlauf der Hubhöhenabnahme während des Verharrens des Muskels auf seiner Gefrierpunktstemperatur zum Ausdruck kommt, wie man sich durch Konstruktion einer solchen Kurve leicht überzeugen kann.

2) Vgl. hierüber S. 13, besonders Anm. 1.

Ich habe eben die Schädigungskurve der Ratte (Fig. 15) als Kälteschädigungskurve bezeichnet. Dieser Ausdruck bedarf noch einer Erklärung. Es ist nämlich die Schädigung, die ein isolierter Rattenmuskel durch Abkühlung erleidet, nicht allein auf die Einwirkung der Kälte, sondern, wie schon oben[1]) bemerkt, auch auf die der Isolierung zurückzuführen. Zwar kann man bekanntlich einen isolierten Froschmuskel viele Stunden lang bei Zimmertemperatur aufbewahren, ohne dass sich seine Reizschwelle oder seine Hubhöhe wesentlich verändern, wenn man ihn in geeigneter Weise feucht erhält. Anders beim Warmblütermuskel: nach Fröhlich[2]) hat ein isolierter Kaninchennerv meistens schon nach 30 Minuten seine Erregbarkeit verloren, der Muskel etwas später. So hinfällig ist allerdings der Rattenmuskel nicht, aber auch er ist gegen die Isolierung sehr empfindlich.

Zur Klärung dieser Frage habe ich auch eine reine Isolierungsschädigungskurve des Rattenmuskels angefertigt (Fig. 16): Es wurden bei mehreren Rattenmuskeln die Maximalhubhöhen gleich nach der Isolierung gemessen, dann die Muskeln in einem als feuchte Kammer hergerichteten Thermostaten bei + 37° C. aufbewahrt und alle 10 Minuten erneut die Maximalhubhöhen geprüft. Die Durchschnittswerte der Quotienten $\frac{\text{Endhubhöhe}}{\text{Anfangshubhöhe}}$ stellen die Ordinaten dar, während durch die Abszissen die Zeiten ausgedrückt sind, zu denen die Reizung erfolgte.

Die neben der Isolierungsschädigungskurve eingezeichnete, gestrichelte Kurve entspricht einem Muskel, der 35 Minuten in der warmen feuchten Kammer gehalten und dann in das Sauerstoffbad gebracht wurde. Er erholte sich darin in 5 Minuten für die nächsten 5 Minuten vollkommen, indem er dieselbe Hubhöhe zeigte wie direkt nach seiner Isolierung. Bei weiterem Verweilen im Sauerstoffbad zeigte er aber bald auch eine progressive Abnahme seiner Hubhöhe; doch blieb seine Kurve immer über der des isolierten Muskels, der nicht dem Sauerstoffbad ausgesetzt war.

Wie aus der Kurve hervorgeht, erleidet der Muskel in den ersten 35 Minuten keine grösseren Schädigungen, seine Maximalhubhöhe wird nur um $^1/_{10}$ verringert. Daraus ergibt sich für die Abkühlungs-

1) S. 12ff.

2) Fröhlich, Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 4 S. 106. 1904.

versuche die wichtige Folgerung, dass in denjenigen Versuchen, die von der Isolierung des Muskels bis zur Leistungsprüfung nach der Abkühlung nur bis 35 Minuten dauerten, fast reine Kälteschädigungen vorlagen. Es war deshalb anzustreben, durch geeignete Wahl des Kältebades usw.[1]) die Dauer der Versuche in entsprechender Weise kurz zu gestalten. Das konnte erreicht werden durch möglichst schnelle Herstellung und Leistungsprüfung des Präparates, durch recht rasche Abkühlung, also ein Kühlbad von recht niedriger Temperatur bei günstigen Temperaturausgleichsbedingungen, und durch recht schnelle Wiedererwärmung des Präparates. Von diesen

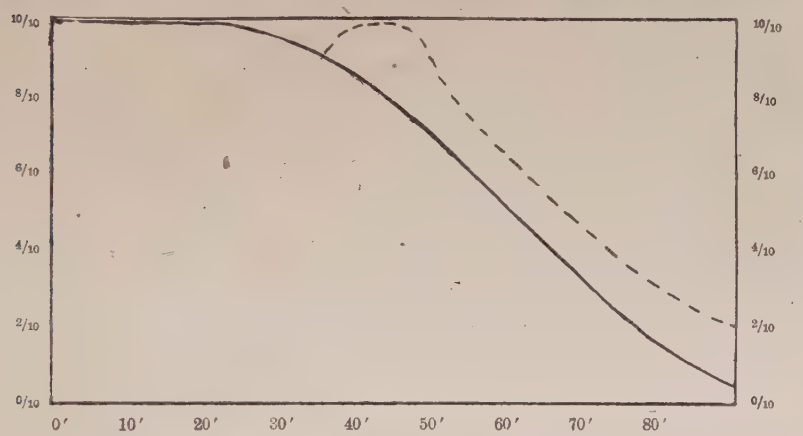

Fig. 16. Isolierungsschädigungskurve des isolierten Rattenmuskels (s. S. 26 ff.). Über die gestrichelte Kurve s. S. 26.

die Versuchsdauer bedingenden Faktoren ist nun aber leider den besonders ins Gewicht fallenden, nämlich der Temperatur des Kältebades und überhaupt der Abkühlungsgeschwindigkeit, sehr entschieden eine Grenze gezogen: Die Abkühlungsgeschwindigkeit darf nämlich nicht zu gross werden, da sonst der Temperaturunterschied zwischen den inneren und äusseren Muskelschichten zu gross wird, so dass die äusseren Muskelschichten beispielsweise durch die Kälte schon getötet sein können, während die inneren noch leben. Um einen mittleren Weg einzuschlagen, habe ich im allgemeinen die Abkühlungsgeschwindigkeit so reguliert, dass bei einem Versuch, der im ganzen 35 Minuten dauerte, eine maximale Abkühlung von —3° C. erreicht werden konnte. Nur in einigen Fällen gelang es mir, durch besonders rasche

1) S. 5 f.

Bewerkstelligung der Präparation des Muskels usw. in derselben Zeit Abkühlungen bis —6,2 und —6,3° C. zu erzielen, ohne erheblich niedriger temperiertes Kühlbad. In allen diesen etwa 35 Minuten dauernden Versuchen dürfen wir also aus den S. 26 f. genannten Gründen die Schädigung des Muskels im wesentlichen als eine reine Kälteschädigung ansprechen und demnach auch den unter solchen Bedingungen bei etwa —6,2° C. erfolgenden Tod als reinen Kältetod. Dies um so mehr, als bei all diesen Versuchen eine Behandlung der Muskeln mit dem körperwarmen Sauerstoffbad stattgefunden hatte, wodurch, wie wir S. 26 sahen, die Zeit, in der mit einer nennenswerten Kälteschädigung noch nicht zu rechnen ist, eine merkliche Verlängerung erfährt.

Dass der bei etwa —6,2° C. eintretende Tod des Muskels ein reiner Kältetod ist, ergibt sich mit einiger Wahrscheinlichkeit auch aus dem ganzen Verlauf der Kälteschädigungskurve. Wenn man diese nämlich über den erfahrungsgemäss ohne nennenswerte Isolierungsschädigung zu erreichenden Kurvenpunkt von —3° C. hinaus durch graphische Extrapolation verlängert, so trifft sie zwischen —5 und —6° C. die Abszissenlinie. Wäre nun der Todespunkt des Muskels durch eine Isolierungsschädigung mitbedingt, so könnte er nicht auf dieser extrapolierten Strecke liegen, die unter Absehung von jeder Isolierungsschädigung gewonnen wurde; vielmehr müsste er dann auf der Abszissenlinie links von dem Punkte liegen, in dem die genannte extrapolierte Strecke diese Linie trifft, während sich der Todespunkt tatsächlich rechts von jenem Punkte befindet.

Es sei noch erwähnt, dass auch bei längerdauernden Versuchen der Kältetod des Muskels bei denselben Temperaturen eintrat wie bei den kürzere Zeit in Anspruch nehmenden, was auf zweierlei Weise erklärt werden könnte: Einerseits wäre es denkbar, dass die Isolierungsschädigung bei niedrigeren Temperaturen langsamer fortschreitet als bei höheren, wo der Stoffwechsel des Muskels noch lebhafter ist. Andererseits aber könnte hierbei auch die Grösse der Abkühlungsgeschwindigkeit des Muskels eine Rolle spielen. Da diese auch sonst, wie schon S. 27 angedeutet wurde, für die Beurteilung der vorliegenden Versuche von erheblicher Bedeutung ist, so komme ich an dieser Stelle nochmals auf sie zurück.

Es wurde oben darauf hingewiesen, dass bei einer nicht sehr langsamen Abkühlung eine merkliche Temperaturdifferenz zwischen den äusseren und inneren Schichten des Muskelpräparates auftreten

muss. Dass dies bei meinen Versuchen mit der verhältnismässig grossen Abkühlungsgeschwindigkeit im allgemeinen der Fall war, lässt sich nicht von der Hand weisen, ohne dass dies jedoch experimentell nachgewiesen wurde. Wir müssen demnach daran denken, dass stets die äusseren Schichten des Muskels schon etwas mehr abgekühlt und entsprechend mehr geschädigt waren als die inneren, dass also die nachgewiesenen durchschnittlichen Schädigungen des Gesamtmuskels immer einer etwas tieferen mittleren Temperatur des Muskels entsprachen, als die von der Thermonadel angezeigte Temperatur betrug. Mit anderen Worten: In Wirklichkeit werden die Muskeln durch die Abkühlung eher weniger geschädigt, und liegt der Todespunkt eher tiefer als im Bisherigen angegeben.

Wenden wir das eben Ausgeführte auf die vorher erörterte Frage an, wie es komme, dass auch bei länger dauernden Versuchen, wo die Muskeln langsamer abgekühlt wurden, der Todespunkt nicht nach links verschoben werde: Es könnte nämlich sein, dass in diesen Fällen die Thermonadel wegen der geringen Temperaturdifferenzen zwischen den äusseren und inneren Schichten des Muskels die Temperatur auch der ersteren besser anzeige, woraus sich cet. par. eine Verschiebung des Todespunktes nach rechts ergeben würde; diese Verschiebung könnte dann aber durch eine Vergrösserung [1]) der Isolierungsschädigung kompensiert werden, woraus ein Gleichbleiben des Todespunktes resultierte.

γ) Kälteschädigung durch Unterkühlung.

Bei den bisher behandelten Abkühlungsversuchen des isolierten Rattenmuskels wurde letzterer immer zunächst zum Gefrieren gebracht und dann über die horizontale Strecke der Gefrierkurve hinaus noch tieferen Temperaturen ausgesetzt. In allen Versuchen geht, wie aus den Versuchsprotokollen und den Kurven in Fig. 3, 5, 7, 9, 11, 13, 14 zu ersehen ist, eine kurze Unterkühlung noch einige Zehntel über den Gefrierpunkt des Muskels hinaus dem Gefrieren voran, worauf die Temperatur wieder bis zum Gefrierpunkt ansteigt und hier während des Freiwerdens des grössten Teiles der Schmelzwärme verbleibt.

Dies war jedoch nicht immer der Fall. Bei einigen Versuchen

1) Wenn nämlich die oben S. 28 ausgesprochene Hypothese einer Verlangsamung der Isolierungsschädigung mit zunehmender Abkühlung nicht zuträfe.

fand zunächst eine ausserordentlich starke Unterkühlung (bis zu etwa —7° C.) statt.

Das Phänomen der Unterkühlung im Zusammenhang mit der Vitalität von tierischem und pflanzlichem Gewebe ist schon mehrfach behandelt worden, besonders von Bachmetjew[1]) und Kodis[2]), welch letzterer es als eine Schutzeinrichtung der Tiere gegen Kältewirkung in Anspruch nimmt. Kodis sagt, dass er Froschmuskeln bis —18° C. unterkühlt und beim Wiedererwärmen gefunden habe, dass sie vollständig ungeschädigt waren. Auch ganze Tiere (Frösche und kleine Säugetiere) sollen eine solche Unterkühlung ohne Schaden für ihre Gesundheit aushalten. Nach einer privaten Mitteilung von Herrn Professor Jensen hat dieser dagegen gefunden, dass Froschmuskeln durch tiefere Unterkühlungen sehr stark geschädigt werden[3]). Auch ich kann Kodis' Beobachtungen nicht bestätigen. Die wenigen starken Unterkühlungen, die ich beobachtete, wirkten alle ausserordentlich schädigend auf den Rattenmuskel ein. Das sei an drei Beispielen erläutert.

Der Muskel des Versuchs 37 unterkühlte sich bis auf —2,9° C., dann schnellte die Temperatur gegen den Gefrierpunkt zurück. In diesem Augenblick wurde er aus dem Kältebad herausgenommen und in der üblichen Weise erwärmt. Er zeigte nur einen geringen Rückgang der Reizschwelle von R.-A. 14 auf R.-A. 12, dagegen einen recht bemerkenswerten Rückgang der Maximalhubhöhe, die nach dem Versuch nur noch $^{85}/_{100}$ derjenigen vor der Abkühlung betrug.

Eine stärkere Unterkühlung beobachtete ich in Versuch 43, und zwar bis —4,8° C. Hier war die Schädigung sehr beträchtlich. Der Muskel war nämlich zunächst unerregbar, erholte sich aber nach 15 Minuten Sauerstoffbad; doch war seine Maximalhubhöhe auf $^1/_{10}$ derjenigen vor dem Versuch zurückgegangen. Das Verhältnis der Reizschwellen zu Anfang und Ende des Versuchs betrug 25 : 10.

Ein dritter Muskel, der des Versuchs 15, zeigte eine Unterkühlung bis —6,9° C.; er war nach dem Versuch tot. Eine Isolierungsschädigung ist bei allen drei Versuchen nicht anzunehmen, da bei keinem die Versuchsdauer 25 Minuten überstieg. Auch wurde

1) Bachmetjew, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 66 S. 521. 1899, und Bd. 67 S. 529. 1900.

2) Kodis, Zentralbl. f. Physiol. Bd. 12 S. 593. 1898.

3) Siehe auch P. Jensen, Pflüger's Arch. Bd. 160 S. 375. 1915.

zur Kontrolle nach Beendigung des Versuchs 15 der Gastrocnemius des anderen Beines derselben Ratte bis —2,0° C. unterkühlt und war nach dem Versuch, trotzdem die Ratte jetzt schon 60 Minuten tot war, noch erregbar. Äussere Umstände hinderten mich, die Leistungen dieses Muskels genauer zu registrieren.

Als Resultat ergibt sich, dass auch die Unterkühlung, wenn sie tiefere Kältegrade erreicht, den isolierten Rattenmuskel stark schädigen, ja sogar ihn töten kann. Diese Schädigung des unterkühlten Muskels bleibt wahrscheinlich nicht weit hinter derjenigen zurück, die der Muskel durch das Gefrieren bei denselben Kältegraden erfährt.

δ) Eintritt der Totenstarre.

Der Behandlung des Kältetodes des isolierten Rattenmuskels lasse ich noch einige Beobachtungen über die Totenstarre folgen. Bei Abkühlung bis zu —2° C. konnte ich die Totenstarre nicht sicher früher feststellen, als sie ohne Abkühlung eingetreten sein würde. In den Versuchsprotokollen der Muskeln, die noch weiter abgekühlt wurden, finden sich dagegen häufig Angaben über markantes frühes Auftreten der Totenstarre. Ich habe in Tabelle XVI eine Reihe solcher Beobachtungen zusammengestellt.

Tabelle XVI.

Eintritt der Totenstarre.

Versuchs-nummer	Tiefste Abkühlung	Zeit bis zum Auftreten der Totenstarre
	C.	
35	— 2,7°	70′ nach dem Auftauen
45	— 4,5°	55′ „ „ „
48 und 55	— 5,5°	35′ „ „ „
56	— 5,7°	25′ „ „ „
35	— 6,0°	20′ „ „ „
36	— 8,0°	15′ „ „ „
29	— 11,0°	10′ „ „ „
61	— 15,0°	während des Auftauens.

Der Inhalt dieser Tabelle ist in Fig. 17 in Form einer „Totenstarre-Kurve“ wiedergegeben.

Muskeln, die bis etwa —5° C. und noch weiter unterkühlt waren, zeigten ebenfalls beschleunigtes Auftreten der Totenstarre.

Das Resultat meiner Beobachtungen über die Totenstarre fasse ich dahin zusammen, dass, je tiefer ein Muskel gefroren oder unterkühlt ist, desto eher nach dem Wiedererwärmen die Totenstarre eintritt.

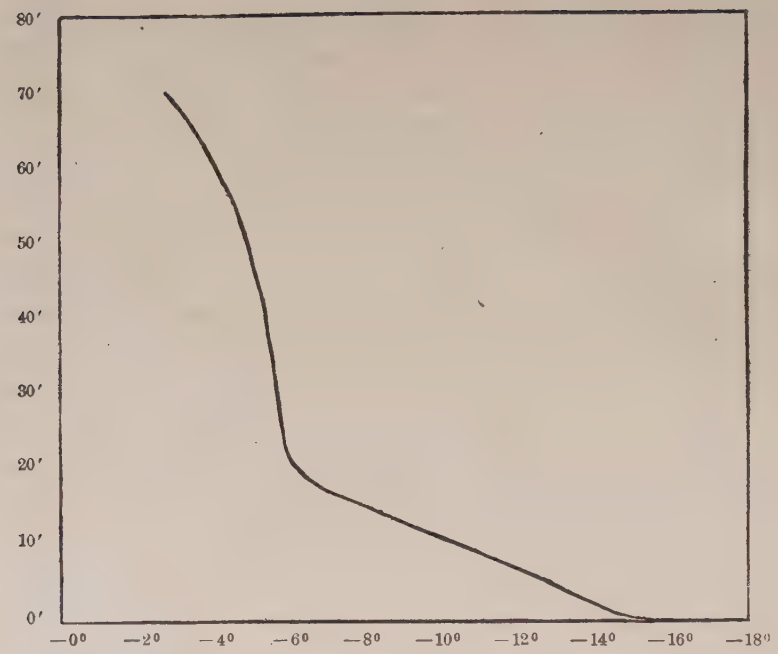

Fig. 17. Totenstarrekurve des abgekühlten isolierten Rattenmuskels. (S. S. 31.) Der bei etwa —6° liegende Wendepunkt der Kurve entspricht dem Todespunkt des Muskels.

ε) Verschiebung des Todespunktes beim Gefrieren in einer ungefähr isotonischen Zuckerlösung.

Zum Schluss meiner Untersuchungen über den Kältetod des isolierten Rattenmuskels will ich noch einen Versuch anführen, den ich, angeregt durch die Arbeiten Maximow's[1]), machte.

Maximow fand, dass Pflanzenteile, die er in ihrem eigenen Saft oder in konzentrierteren anderen Flüssigkeiten gefrieren liess, eine Änderung ihres Gefrier- und auch ihres Todespunktes zeigten. Er konnte beispielsweise bei Stücken von Rotkohl, die normalerweise ihren Todespunkt bei etwa —6° C. hatten, beobachten, dass sich der Todespunkt auf etwa —18° C. verschob, wenn er sie in einer 9%igen Traubenzuckerlösung gefrieren liess.

Um festzustellen, ob sich auch der Todespunkt des Rattenmuskels verändern liesse, machte ich einen Versuch mit einer 9%igen Traubenzuckerlösung.

1) Maximow, Bericht d. deutsch. Botan. Gesellsch. Bd. 30 S. 57ff., 293ff. u. 504ff. 1912.

Von dieser Zuckerlösung gab ich einige Kubikzentimeter in die Glasröhre, in der ich den Rattenmuskel zum Gefrieren brachte, und kühlte ihn absichtlich weit über seinen typischen Todespunkt hinaus, nämlich bis —7,3° C. ab. Das Protokoll dieses Versuchs mag hier folgen.

Versuch 91. 8. Juli 1914. Ausgewachsene, gescheckte Ratte, getötet 5h 55′ nachmittags.

Tabelle XVII.

Zeit	Temperatur C.	Bemerkungen	Zeit	Temperatur C.	Bemerkungen
6h 00′	+ 21,0°		nach 12′	—	0 = ± 0°
nach 2′	+ 10,0°	Kältebad — 37,0°	„ 13′	— 1,3°	
„ 3′	+ 6,1°	Zimmer + 23,5°	„ 14′	— 1,8°	
„ 4′	+ 2,0°		„ 15′	— 2,6°	
„ 5′	— 0,5°		„ 16′	— 4,0°	
„ 6′	— 0,9°	keine Unterkühlung	„ 17′	— 6,4°	
„ 7′	— 0,9°		„ 17½′	— 7,3°	! niedr. Temper.
„ 8′	— 0,95°		„ 18′	— 3,5°	raschesErwärmen
„ 9′	— 1,0°		„ 19′	— 1,9°	
„ 10′	— 1,05°		„ 20′	— 1,0°	
„ 11′	— 1,1°		„ 23′	+ 10,0°	Ende 6h 23′ nachm.

Tabelle XVIII.

Leistungen des Muskels 91 (Hebelvergrösserung 4 : 1).

Muskel 91	a) vor der Abkühlung	b) nach der Abkühlung	c) nach 5′ Sauerstoffbad
Reizschwelle	R.-A. 28	—	R.-A. 5
Maximalhubhöhe . .	16 mm	—	minimal

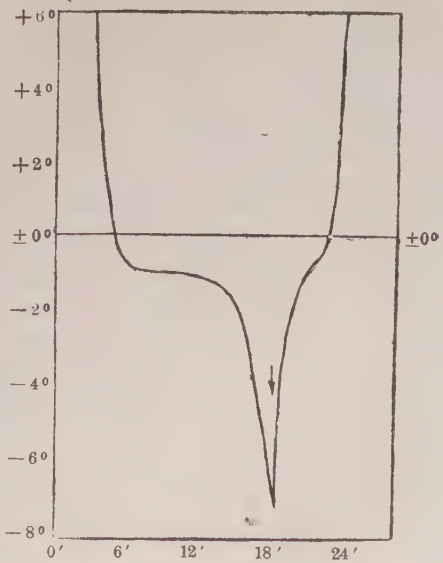

Fig. 18. Abkühlungskurve des Muskels 91.

Wie aus der Leistungstabelle (XVIII) hervorgeht, war der Muskel zunächst unerregbar; nachdem er aber 5 Minuten im Sauerstoffbad verweilt hatte, reagierte er wieder auf Reize: seine Reizschwelle war von R.-A. 28 auf R.-A. 5 zurückgegangen, und es waren bei diesem Rollenabstand deutliche Zuckungen einiger Muskelfasern wahrzunehmen. Dieses Ergebnis entspricht den interessanten

Feststellungen Maximow's an pflanzlichen Geweben. Es ist hier also der Todespunkt des Rattenmuskels, der sonst bei —6,3° C. liegt, bis unter —7,3° C., also um mehr als einen ganzen Grad nach unten verschoben worden[1]).

Weitere Versuche in dieser Richtung habe ich nicht gemacht, da sie nicht in den Rahmen dieser Arbeit gehören, die sich mit dem „reinen" Kältetod der Säugermuskeln beschäftigt.

b) In situ befindlicher, durchbluteter Muskel.

1. Spezielle Methodik.

α) Abkühlungsverfahren.

Nachdem die Kälteschädigung und der Kältetod des isolierten Rattenmuskels bestimmt waren, musste es von Interesse sein, zu erfahren, ob die Abkühlung des durchbluteten, im Körper verbliebenen Muskels dieselben Resultate ergeben würde, oder ob die nachfolgende Durchblutung eine nicht zu starke Kälteschädigung wieder rückgängig machen, vielleicht auch den Todespunkt noch weiter herabsetzen könnte. Derartige Versuche am Froschmuskel sind von Brunow ausgeführt worden[2]).

Um den durchbluteten Gastrocnemius einer Abkühlung aussetzen zu können, wurde die betreffende stark narkotisierte[3]) Ratte auf einen etwa 25 cm langen und 15 cm breiten Operationstisch mit dem Rücken aufgebunden, und zwar dergestalt, dass die beiden Vorderfüsse durch Schlingen an je einem Loch der seitlichen Lochreihen des Tisches befestigt wurden. Dasselbe geschah mit dem einen Hinterfuss und mit dem Schwanz der Ratte.

Um den übrigbleibenden frei beweglichen Hinterfuss wurde ein Faden geschlungen, vermittelst dessen das ganze Bein fast bis zum Hüftgelenk in eine Glasröhre gezogen werden konnte. Ein in die offene Mündung des Rohres eingeführter Kork klemmte dann den

1) Eine analoge Beobachtung machte ich an einem isolierten Gastrocnemius von Rana fusca, den ich ebenfalls in einer Zuckerlösung weit über seinen Todespunkt abkühlte, und der sich trotzdem nach der Wiedererwärmung noch erregbar zeigte. Leider ist das betreffende Protokoll verlorengegangen. Ich glaube mich zu entsinnen, dass die Abkühlung —11° C. betrug, während sonst der Kältetod des Froschmuskels bei —3° C. erfolgt.

2) H. Brunow, Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 13 S. 368. 1912.

3) Die Tiere wurden unmittelbar vor dem Versuch durch Äther bis zur völligen Reaktionslosigkeit narkotisiert.

Faden fest, so dass das Bein unbeweglich in der Glasröhre stak. Ich stellte mir einen Satz verschieden grosser derartiger Röhren her und konnte daher für jede einzelne Ratte eine derartige Grösse wählen, dass der obere Teil des Rattenbeines der Röhre fest anlag (Fig. 19).

Diese innere Glasröhre konnte nun, wie Fig. 19 und 20 zeigen, in eine weitere äussere eingeführt werden, wo sie durch Kork- bzw. Gummiführung festgehalten wurde. Der Operationstisch, auf den die Ratte aufgebunden war, wurde in ein starkes Stativ gespannt, so dass man das von den Glasröhren umgebene Bein in das Kältebad eintauchen konnte, während der Körper der Ratte über dem Bade schwebte. Das Bein war also ähnlich wie der isolierte Muskel wieder durch einen Luftmantel vom Kältebad getrennt. Durch verschieden kalte Bäder konnte wieder die Abkühlungsgeschwindigkeit des Muskels nach Bedarf geregelt werden.

Die Temperaturmessung wurde mit einer sehr dünnen Thermonadel gemacht, deren Lage im Muskel aus Fig. 20 hervorgeht. Vor der Einführung des Rattenbeines in die Glasröhre wurde oberhalb der Ferse ein kleiner Hautschnitt gemacht, durch den die Thermonadel von unten nach oben in den wieder als Versuchsobjekt dienenden Gastrocnemius eingeführt werden konnte; die beiden ableitenden, sorgfältig mit Kollodium isolierten Drähte[1]) führten eine kurze Strecke nach unten und dann im Bogen an der inneren Röhrenwand entlang nach oben und aussen. Ich wählte diese Anordnung, weil die Nadel gegenüber einer von oben in den Muskel eingeführten den Vorteil grösster Unbeweglichkeit besass; auch war es so leichter, die Nadel genau in die Mitte des Muskels zu bringen.

Bezüglich seiner Temperaturbestimmung machte leider der durchblutete Muskel gegenüber dem isolierten ganz bedeutende Schwierigkeiten. Bei letzterem konnte man mit hinlänglicher Genauigkeit annehmen, dass die Temperatur im ganzen Muskel fast gleich war[2]). Anders beim durchbluteten Muskel: hier war die

1) Für diese Isolierung und die Verhütung einer etwaigen gegenseitigen Berührung der beiden Drähte des Thermoelementes wurde selbstverständlich peinlichst Sorge getragen. In diesem Sinne ist auch in der Fig. 20 der eine der beiden Drähte weit vor oder hinter der Ebene des Papiers liegend zu denken.

2) Siehe hierüber S. 6 und 27.

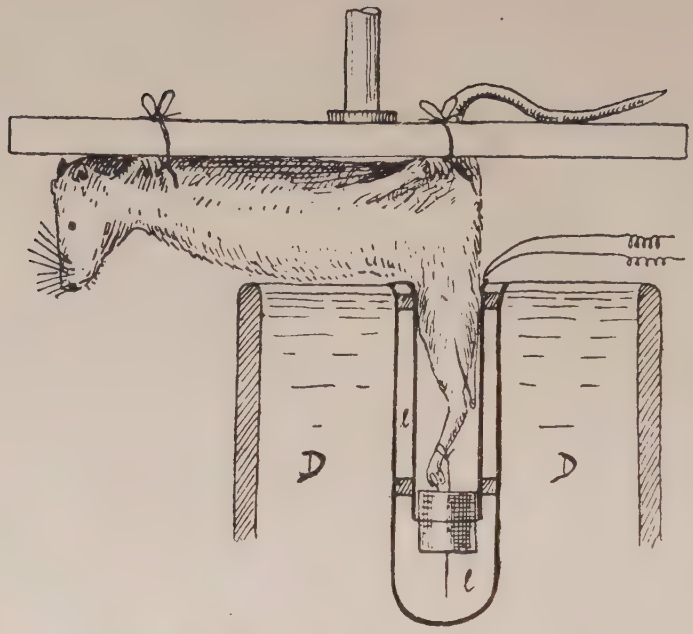

Fig. 19. Befestigung der Ratte und Vorrichtung zur Abkühlung des durchbluteten Muskels; Näheres im Text S. 34ff. D = Dewargefäss; l = Luftmantel.

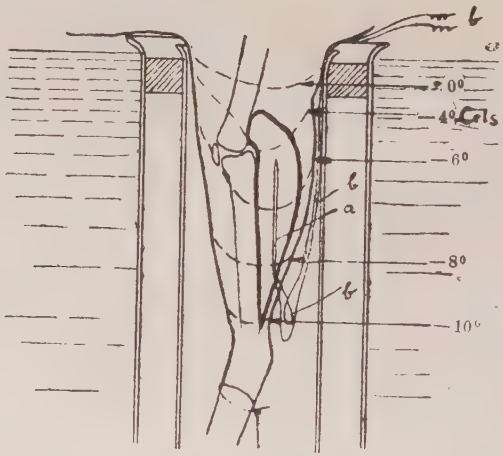

Fig. 20. Lage der Thermonadel und Kälteisothermen im durchbluteten Rattenmuskel, für den die Thermonadel — 6° C. anzeigt. Die beiden Drähte *(b)* der Thermonadel *(a)* sind überall in verschiedene Ebenen auseinandergelegt zu denken; sonstiges Nähere über die Anordnung s. S. 34ff. Der Gastrocnemius ist an seinem dickeren Kontur kenntlich.

Wärmezufuhr bzw. -abgabe von oben ganz verschieden von der an den Seiten und unten. Wenn das Bein soweit wie möglich in die Glasröhre hineingezogen war und das Kältebad ganz bis zum Rande der äusseren Röhre stand, so war doch das Knie, bei dem verhältnismässig kurzen Oberschenkel der Ratte, höchstens 1—1,5 cm unter der Oberfläche des Bades. Daher musste während der Abkühlung, ganz abgesehen von der durch die Blutzirkulation bedingten Wärmezufuhr zum Muskel, die aber mit seinem Gefrieren aufhörte, eine dauernde bedeutende Wärmezufuhr zu dem abzukühlenden Gastrocnemius erfolgen, da an diesen der übrige 37° C. warme Körper des Tieres mit breiter Fläche angrenzte. Hierbei fällt noch besonders ins Gewicht, dass die obere Hälfte des Gastrocnemius vom Biceps auf der äusseren und von der Semitendinosus-Gruppe auf der inneren Seite bedeckt wird, und dass der Unterschenkel sich nach unten bedeutend verjüngt. Daher war zweifellos der obere Teil des Gastrocnemius während der Einwirkung des Kältebades stets wärmer als der untere.

Es wird kaum möglich sein, die Grösse dieser Temperaturdifferenz im Muskel ganz genau anzugeben; um aber darüber einen gewissen Überblick zu gewinnen, machte ich folgenden Versuch:

Ich führte eine Thermonadel, wie oben beschrieben, von unten in den Gastrocnemius ein und eine zweite von oben in den oberen Teil dieses Muskels und liess das Bein, wie bei den übrigen Versuchen, gefrieren; es stellte sich nun heraus, dass der Temperaturunterschied zwischem dem obersten und mittleren Teil des Muskels 1,5—2,5° C. betrug. Ich habe versucht, in Fig. 20 zur Veranschaulichung dieser Verhältnisse die Isothermen eines Muskels und Beines einzuzeichnen, für die die von unten eingeführte Thermonadel eine Temperatur von —6° C. angibt. Diese Isothermen gründen sich zwar auf die genannte experimentelle Feststellung, sind in ihren Einzelheiten jedoch hypothetisch.

β) Feststellung der Schädigung des abgekühlten Muskels.

Ein Vergleich der Leistungen des durchbluteten Muskels vor und nach der Abkühlung wie beim isolierten Muskel wäre nicht gut ausführbar gewesen. Deshalb zog ich den Gastrocnemius des anderen, intakten Beines zum Vergleich heran: Ich liess die Ratte nach der Abkühlung des einen Beines 3—24 Stunden am Leben, so dass der gefroren gewesene Muskel wieder längere Zeit durchblutet wurde.

Dann tötete ich das Tier und fertigte von beiden Beinen ein Gastrocnemius-Präparat an, wie ich es beim isolierten Muskel beschrieben habe, und liess ebenso wie dort die durch Öffnungsinduktionsschläge gereizten Muskeln ihre Kurven auf die berusste Trommel aufzeichnen.

Diese Methode konnte allerdings mehrere Fehlerquellen in sich bergen. Einmal war es möglich, dass die beiden Gastrocnemii der Ratte schon im intakten Zustande keine gleichen Leistungen aufwiesen. Eine Reihe von diesbezüglichen Versuchen zeigte mir jedoch, dass, wenn Unterschiede in der Leistungsfähigkeit der Muskeln vorhanden waren, sie auf jeden Fall nur sehr gering waren, d. h. fast immer hatten die beiden intakten Gastrocnemii einer frisch getöteten Ratte dieselbe Maximalhubhöhe, meist auch dieselbe Reizschwelle.

Schwieriger aber war es, einen anderen Fehler auszuschalten. Wenn, wie auf S. 299 beschrieben, die verschiedenen Teile des Muskels verschieden stark abgekühlt waren, so mussten auch die Schädigungen dieser Teile verschieden gross sein: ein Muskel, der nach der Thermonadel — 6° C. kalt gewesen, dessen oberstes Stück aber nur bis — 4,0° C. abgekühlt war, zeigte natürlich eine verhältnismässig zu starke Leistung für — 6° C. Um nun den geschädigten Muskel besser beurteilen zu können, nahm ich nicht nur die Zuckungskurven des ganzen Muskels auf, sondern schnitt auch das obere Drittel des Muskels ab, liess die unteren zwei Drittel allein ihre Kurve aufzeichnen und wiederholte dies schliesslich auch noch mit dem unteren Drittel. Die Leistungen dieser Teile verglich ich mit den entsprechenden des anderen, intakten Muskels. Dieses Verfahren wurde bei den sämtlichen zunächst folgenden Versuchen angewendet. Mitgeteilt werden aber im folgenden nur diejenigen Muskelkurven, die von den distalen (unteren) zwei Dritteln sowohl des abgekühlten Muskels als auch seines normalen Vergleichsmuskels geschrieben wurden; denn nur von diesen Abschnitten des abgekühlten Muskels konnte man annehmen, dass sie mindestens[1]) den von dem Thermoelement angegebenen Kältegrad erreicht hatten. Analoges gilt von den Angaben der Leistungstabellen der Muskeln.

Auf diese Weise konnte ich zu einer ziemlich genauen Ermittlung der Maximalhubhöhe der durch Kälte geschädigten Muskeln

1) Ich war stets bestrebt, das oben abgetrennte Stück der Muskeln eher zu gross als zu klein zu machen, so dass ihre Kälteresistenz in Wirklichkeit eher grösser war, als aus meinen Versuchen gefolgert wurde.

im Vergleich zu denen der ungeschädigten Muskeln kommen. Eine gewisse Subjektivität war bei dieser Beurteilung freilich nicht ganz auszuschliessen, zumal da ich auch noch die Dauer der Versuche, den ganzen Status der Tiere, ihren Fettansatz und ihre Grösse dazu heranziehen musste, weil alle diese Faktoren die Temperaturdifferenz zwischen dem oberen und unteren Teil des abgekühlten Muskels beeinflussen konnten[1]).

2. Versuche und Ergebnisse.

α) Feststellung von Kälteschädigung und Kältetod verschieden stark gefrorener (durchbluteter) Muskeln.

Um Schädigung und Todespunkt des im Körper verbliebenen und nach der Abkühlung wieder durchbluteten Rattenmuskels festzustellen, musste ebenso wie beim isolierten Muskel eine längere Reihe von Muskeln systematisch immer stärkeren Abkühlungen ausgesetzt werden.

Bezüglich der Bedeutung der einzelnen Ausdrücke und Bezeichnungen in den hier folgenden Versuchsprotokollen und Tabellen sei auf die Erklärungen zu den Protokollen der Versuche mit dem isolierten Muskel auf S. 10 und 11 verwiesen.

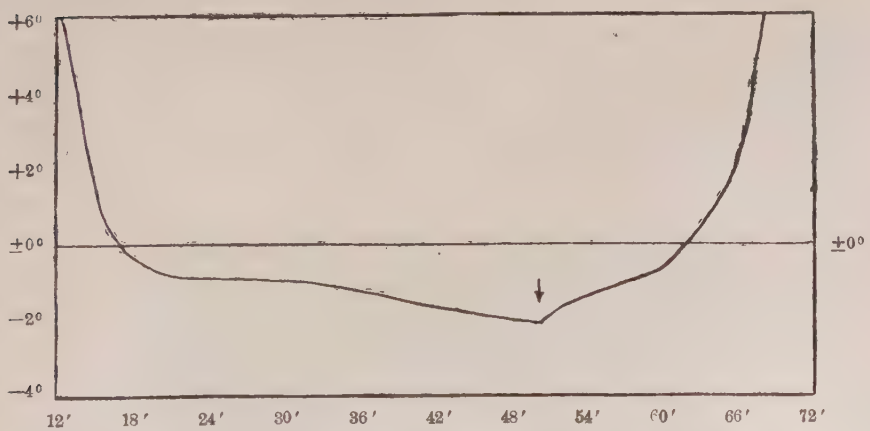

Fig. 21. Abkühlungskurve des Muskels 65 (speziell Temperaturverlauf im mittleren Drittel des Muskels; vgl. S. 37 und 38). (Über die Bedeutung des Pfeiles s. S. 11.)

1) Vgl. hierzu ferner das auf S. 37 Ausgeführte.

Versuch 65. 13. Mai 1914. Kräftige, ausgewachsene, gescheckte Ratte.

Tabelle XIX.

Zeit	Temperatur	Bemerkungen	Zeit	Temperatur	Bemerkungen
	C.			C.	
4h 45′	+36,0°		nach 46′	— 1,8°	
nach 15′	+ 1,5°	Kältebad — 27,0°	„ 47′	—	0 — ± 0°
„ 16′	+ 0,7°	Zimmer + 14,0°	„ 48′	— 1,9°	
„ 17′	± 0°		„ 49′	— 1,95°	
„ 18′	—	0 = ± 0°	„ 50′	— 2,0°	! niedrigste Temperatur, langsames Erwärmen
„ 19′	— 0,5°				
„ 20′	— 0,7°				
„ 21′	— 0,75°		„ 51′	— 1,95°	
„ 22′	— 0,8°		„ 52′	—	0 = ± 0°
„ 23′	—	0 = ± 0°	„ 53′	— 1,6°	
„ 24′	— 0,85°		„ 54′	— 1,4°	
„ 25′	— 0,85°		„ 55′	— 1,25°	
„ 26′	— 0,9°		„ 56′	— 1,15°	
„ 27′	— 0,95°		„ 57′	— 1,05°	
„ 28′	— 0,95°		„ 58′	— 0,95°	Kältebad — 25,0°
„ 29′	—	0 = ± 0°	„ 59′	— 0,85°	
„ 30′	— 1,0°		„ 60′	— 0,7°	
„ 31′	— 1,05°		„ 61′	— 0,35°	
„ 32′	— 1,1°		„ 62′	± 0°	
„ 33′	— 1,15°		„ 63′	+ 0,5°	
„ 34′	— 1,2°		„ 64′	+ 1,1°	
„ 35′	— 1,25°		„ 65′	+ 1,65°	
„ 36′	— 1,3°		„ 66′	+ 2,2°	rascheres Erwärmen
„ 37′	—	0 — ± 0°	„ 67′	+ 5,2°	
„ 38′	— 1,35°		„ 68′	+ 7,2°	
„ 39′	— 1,45°		„ 69′	+10,7°	
„ 40′	— 1,5°		„ 70′	+13,8°	
„ 41′	— 1,55°		„ 71′	+16,0°	
„ 42′	— 1,6°		„ 72′	+18,0°	
„ 43′	— 1,65°		„ 73′	+20,0°	
„ 44′	— 1,7°		„ 74′	+21,0°	
„ 45′	— 1,75°		„ 75′	+22,0°	

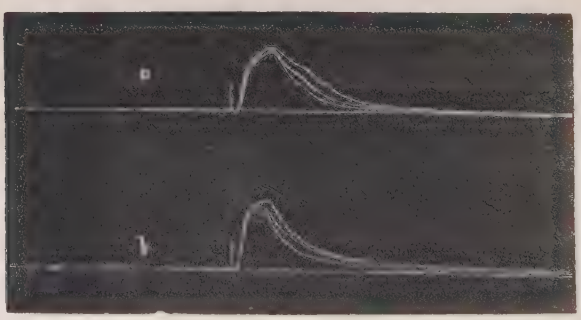

Fig. 22. Zuckungskurve der unteren zwei Drittel des Muskels 65. (Vergr. 4 : 1.)

Tabelle XX.

Leistungen der unteren zwei Drittel des Muskels 65 (Hebelvergrösserung 4:1).

Muskel 65	a) des Muskels vor der Abkühlung bzw. des intakten Muskels	b) des Muskels 21 Stunden nach der Abkühlung
Reizschwelle	R.-A. 16	R.-A. 16
Maximalhubhöhe	etwa 9 mm	etwa 9 mm = $^{10}/_{10}$ Anfangshubhöhe

Wie aus dem Protokoll und der Abkühlungskurve des Muskels 65 (Fig. 21 und Tabelle XIX) hervorgeht, wurde der Muskel bis — 2,0 ° C. abgekühlt; d. h. das war die Temperatur, die dieser Muskel durchschnittlich in seinem mittleren Drittel erreichte, während das untere Drittel erheblich mehr, das obere dagegen erheblich weniger abgekühlt war, entsprechend den Ausführungen von S. 37 f. Das ist bei allen Versuchen am durchbluteten Muskel zu beachten. Und wenn ferner von Kälteschädigung, -tod und Leistungen des abgekühlten Muskels die Rede ist, so gilt dies in erster Linie ebenfalls für sein mittleres Drittel, allerdings im Zusammenhang mit seinem mehr abgekühlten und daher im allgemeinen mehr geschädigten unteren Drittel.

Nach dem Wiedererwärmen wurde die Ratte in ihren Käfig gesetzt, wo sie die Nacht und den folgenden Vormittag ohne Futter verbrachte; um 3 h nachmittags wurde sie getötet und wurden in der oben beschriebenen Weise [1]) von jedem ihrer zwei Gastrocnemii Präparate und Zuckungskurven angefertigt. Der abgekühlt gewesene Muskel war stark ödematös geschwollen: sein Umfang betrug an der dicksten Stelle 4,5 cm gegen 3 cm beim intakten anderen Gastrocnemius. Wie jedoch aus der Leistungstabelle (Tabelle XX) des Muskels [2]) hervorgeht, waren die Leistungen beider Muskeln vollkommen gleich. Die nach der Abkühlung erfolgte Durchblutung war also imstande gewesen, die Kälteschädigung, die der Muskel höchstwahrscheinlich ebenso wie ein isolierter gefrorener Muskel erlitten hatte, wieder zu beseitigen.

Der Muskel des hier folgenden Versuchs 75, der bis — 2,5 ° C. abgekühlt war, war jedoch auch nachher schon etwas geschädigt.

1) S. S. 38.

2) Siehe die Ausführungen im vorigen Absatz dieses Abschnittes.

Versuch 75. 6. Juni 1914. Nicht ganz ausgewachsener Albino.

Tabelle XXI.

Zeit	Temperatur	Bemerkungen	Zeit	Temperatur	Bemerkungen
2h 40′	+ 37,0°		nach 24′	— 1,75°	
nach 5′	+ 12,5°	Kältebad — 54,0°	„ 25′	— 1,9°	
„ 6′	+ 9,9°	Zimmer + 16,0°	„ 26′	— 2,2°	
„ 7′	+ 7,2°		„ 27′	— 2,5°	! niedrigste Temperatur, langsames Erwärmen
„ 8′	+ 5,0°				
„ 9′	+ 3,2°				
„ 10′	+ 1,7°		„ 28′	— 1,7°	
„ 11′	+ 0,7°		„ 29′	— 1,3°	Kältebad — 52,0°
„ 12′	± 0°		„ 30′	— 1,1°	
„ 13′	— 0,3°		„ 31′	— 0,9°	
„ 14′	— 0,5°		„ 32′	— 0,75°	
„ 15′	— 0,6°		„ 33′	— 0,7°	rascheres Erwärmen
„ 16′	— 0,7°		„ 34′	± 0°	
„ 17′	— 0,8°		„ 35′	—	0 = ± 0°
„ 18′	— 0,9°		„ 36′	+ 0,8°	
„ 19′	— 1,05°		„ 37′	+ 2,0°	
„ 20′	—	0 = ± 0°	„ 38′	+ 3,6°	
„ 21′	— 1,25°		„ 39′	+ 6,5°	
„ 22′	— 1,4°		„ 40′	+ 9,0°	
„ 23′	— 1,55°				

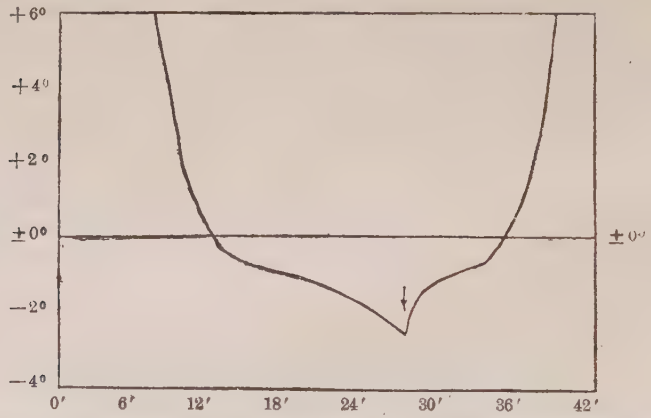

Fig. 23. Abkühlungskurve des Muskels 75. (Vgl. Erläuterung zu Fig. 21.)

Tabelle XXII.

Leistungen der unteren zwei Drittel des Muskels 75 (Hebelvergrösserung 4 : 1).

Muskel 75	a) des Muskels vor der Abkühlung bzw. des intakten Muskels	b) des Muskels 5 Stunden nach der Abkühlung
Reizschwelle	R.-A. 24	R.-A. 22
Maximalhubhöhe	etwa 20 mm	etwa 18 mm = 9/10 Anfangshubhöhe

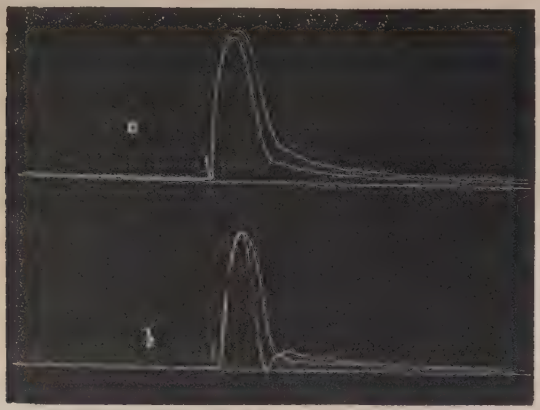

Fig. 24. Zuckungskurve der unteren zwei Drittel der Muskels 75. (Vergr. 4 : 1.)

Die Ratte wurde 5 Stunden nach dem Versuch getötet. Wie aus der Leistungstabelle (Tabelle XXII) hervorgeht, hat der Muskel [1]) etwa ein Zehntel seiner Hubhöhe verloren. Die der Abkühlung folgende Durchblutung war also diesmal nicht imstande gewesen, die Kälteschädigung ganz aufzuheben.

Versuch 68. 18. Mai 1914. Nicht ganz ausgewachsener Albino.

Tabelle XXIII.

Zeit	Temperatur	Bemerkungen	Zeit	Temperatur	Bemerkungen
	C.			C.	
6h 15′	+38,0°		nach 37′	— 1,5°	
nach 15′	+ 1,1°	Kältebad — 40,0°	„ 38′	— 1,65°	
„ 16′	+ 0,7°	Zimmer + 16,2°	„ 39′	— 1,8°	
„ 17′	+ 0,4°		„ 40′	— 2,0°	
„ 18′	+ 0,1°		„ 41′	— 2,25°	
„ 19′	— 0,1°		„ 42′	—	0 = ± 0°
„ 20′	— 0,2°		„ 43′	— 2,7°	
„ 21′	— 0,3°		„ 44′	— 3,0°	
„ 22′	— 0,35°		„ 45′	— 3,25°	
„ 23′	—	0 = ± 0°	„ 46′	— 3,5°	
„ 24′	— 0,5°		„ 47′	— 3,75°	
„ 25′	— 0,6°		„ 48′	— 4,0°	! niedr. Temperatur, langs. Erwärmen
„ 26′	— 0,7°				
„ 27′	— 0,75°		„ 49′	—	0 = ± 0°
„ 28′	— 0,8°		„ 50′	— 3,1°	
„ 29′	— 0,8°		„ 51′	— 2,4°	Kältebad — 39,0°
„ 30′	— 0,85°		„ 52′	— 1,9°	
„ 31′	— 0,9°		„ 53′	— 1,5°	
„ 32′	— 1,0°		„ 54′	— 1,1°	
„ 33′	— 1,1°		„ 55′	— 0,8°	
„ 34′	— 1,15°		„ 56′	+ 1,0°	
„ 35′	—	0 = ± 0°	„ 57′	+ 2,0°	
„ 36′	— 1,4°		„ 59′	+ 6,0°	

1) Siehe hierzu S. 41.

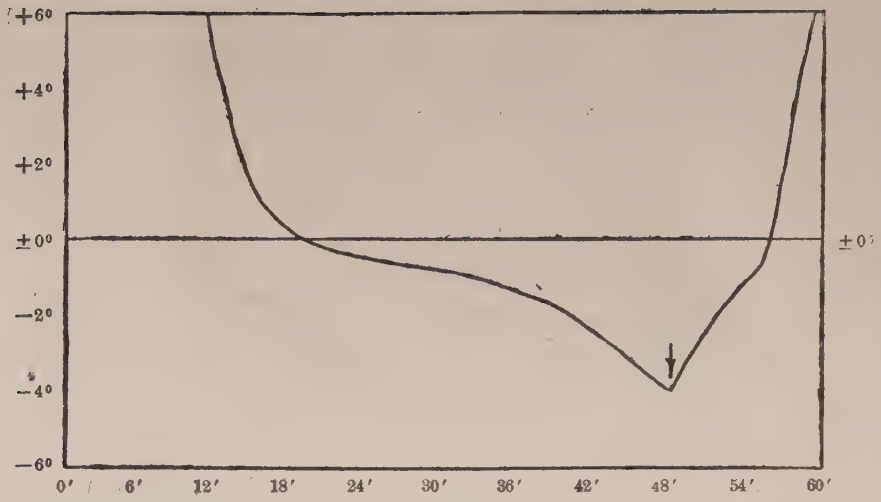

Fig. 25. Abkühlungskurve des Muskels 68. (Vgl. Erläuterung zu Fig. 21.)

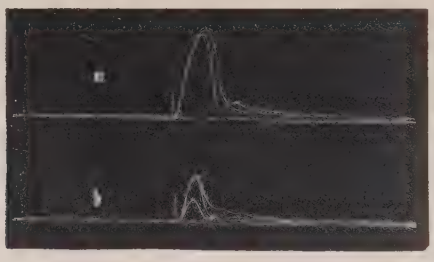

Fig. 26. Zuckungskurve der unteren zwei Drittel des Muskels 68. (Vergr. 4 : 1.)

Tabelle XXIV.

Leistungen der unteren zwei Drittel des Muskels 68 (Hebelvergrösserung 4 : 1).

Muskel 68	a) des Muskels vor der Abkühlung bzw. des intakten Muskels	b) des Muskels 17 Stunden nach der Abkühlung
Reizschwelle	R.-A. 23	R.-A. 17
Maximalhubhöhe	etwa 12 mm	etwa 6 mm = 5/10 Anfangshubhöhe

Vorstehend führe ich den Versuch 68 an (Tabelle XXIII und XXIV. Fig. 25 und 26), bei dem der Muskel bis — 4,0 ° C. gefroren wurde.

Diese Ratte wurde ebenso wie die anderen ohne Futter, und zwar 17 Stunden, aufbewahrt und dann getötet. Die elektrische Reizung ergab einen weiteren bedeutenden Rückgang der Hubhöhe

des abgekühlt gewesenen Muskels, der stark ödematös war; er[1]) zeigte noch 50 % der Hubhöhe des intakten Muskels; die Reizschwelle war herabgesetzt (Tabelle XXIV und Fig. 26).

Die Grenze zwischen Leben und Tod enthalten die beiden folgenden Versuche:

Versuch 86. 11. Juni 1914. Kräftiger, fast ausgewachsener Albino.

Tabelle XXV.

Zeit	Temperatur	Bemerkungen	Zeit	Temperatur	Bemerkungen
	C.			C.	
11h 25′	+ 37,0°		nach 56′	— 4,6°	
nach 25′	+ 1,8°	Kältebad — 53,0°	„ 57′	— 5,0°	
„ 26′	+ 1,6°	Zimmer + 16,0°	„ 58′	— 5,4°	Kältebad — 52,0°
„ 27′	+ 1,4°		„ 59′	— 5,8°	
„ 28′	+ 1,2°		„ 60′	— 6,2°	! niedr. Temperatur langs. Erwärmen
„ 29′	+ 1,0°				
„ 30′	+ 0,8°		„ 61′	— 5,4°	
„ 31′	+ 0,4°		„ 62′	— 4,7°	
„ 32′	+ 0,2°		„ 63′	— 4,0°	
„ 33′	± 0°		„ 64′	— 3,5°	
„ 34′	— 0,2°		„ 65′	— 3,0°	
„ 35′	— 0,2°		„ 66′	— 2,6°	
„ 36′	— 0,25°		„ 67′	— 2,4°	Temperatur d. Ratte: im After + 18,0°, im Mund + 30,0°
„ 37′	— 0,3°				
„ 38′	— 0,5°				
„ 39′	— 0,6°		„ 68′	— 2,2°	
„ 40′	— 0,7°		„ 69′	— 1,9°	
„ 41′	— 0,85°		„ 70′	— 1,8°	
„ 42′	— 1,0°		„ 71′	— 1,7°	
„ 43′	— 1,2°		„ 72′	— 1,5°	
„ 44′	— 1,3°		„ 73′	— 1,3°	
„ 45′	—	0 = ± 0°	„ 74′	— 1,1°	
„ 46′	— 1,5°		„ 75′	— 0,9°	
„ 47′	— 1,75°		„ 76′	— 0,8°	
„ 48′	— 2,0°		„ 77′	— 0,5°	
„ 49′	— 2,25°		„ 78′	— 0,3°	
„ 50′	— 2,5°		„ 79′	+ 0,1°	
„ 51′	— 2,8°		„ 80′	+ 1,5°	
„ 52′	— 3,1°		„ 81′	+ 4,2°	
„ 53′	— 3,5°		„ 82′	+ 10,0°	Temperatur d. Ratte: im After + 21,0°
„ 54′	— 3,8°				
„ 55′	— 4,2°		„ 83′	+ 15,3°	

Tabelle XXVI.

Leistungen der unteren zwei Drittel des Muskels 86 (Hebelvergrösserung 4 : 1).

Muskel 86	a) des Muskels vor der Abkühlung bzw. des intakten Muskels	b) des Muskels 24 Stunden nach der Abkühlung
Reizschwelle	R.-A. 15	R.-A. 10
Maximalhubhöhe	etwa 22 mm	minimal

1) Siehe hierzu S. 41.

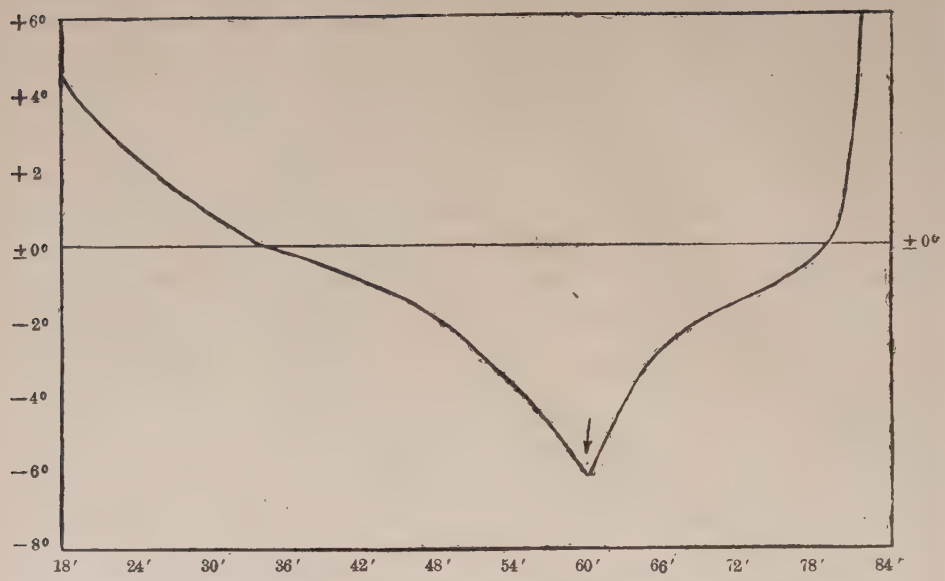

Fig. 27. Abkühlungskurve des Muskels 86. (Vgl. Erläuterung zu Fig. 21.)

Die Ratte 86 (Tabelle XXV nnd XXVI und Fig. 27) wurde nach dem Versuch noch 24 Stunden am Leben erhalten, dann getötet und untersucht. Der gefroren gewesene Muskel war wieder sehr stark ödematös: sein Umfang verhielt sich zu dem des gesunden Muskels etwa wie 3 : 1. Der maximale elektrische Reiz erzeugte ganz geringe, aber noch deutlich sichtbare Zuckungen. Der Muskel [1]) besass also noch einen Rest von Leben.

Die Ratte des nächsten Versuchs, des Versuchs 87 (Tabelle XXVII und XXVIII und Fig. 28), wurde 26 Stunden nach der Abkühlung des einen Beines getötet und untersucht. Der bis — 6,3° C. abgekühlte Gastrocnemius war ähnlich stark geschwollen wie Muskel 86. Im Gegensatz zu diesem war er jedoch auch durch die stärksten Induktionsschläge nicht mehr reizbar. Er [1]) war tot.

Weitere Versuche, bei denen die durchbluteten Muskeln [1]) tiefer als — 6,3° C. abgekühlt wurden, lieferten stets tote Muskeln, umgekehrt Abkühlungen von weniger als — 6,2° C. stets lebende. Demnach würde also auch der durchblutete Rattenmuskel seinen Todespunkt, wie der isolierte, zwischen — 6,2 und — 6,3° C. haben.

1) Siehe hierzu S. 41.

Versuch 87. 11. Juni 1914. Nicht ganz ausgewachsener Albino.

Tabelle XXVII.

Zeit	Temperatur	Bemerkungen	Zeit	Temperatur	Bemerkungen
	C.			C.	
4h 00′	+38,0°		nach 44′	— 3,2°	
nach 20′	+ 2,5°	Kältebad — 54,0°	„ 45′	— 3,7°	
„ 21′	+ 2,0°	Zimmer + 16,0°	„ 46′	— 4,3°	
„ 22′	+ 1,6°		„ 47′	— 4,9°	
„ 23′	+ 1,2°		„ 48′	— 5,6°	
„ 24′	+ 0,8°		„ 49′	— 6,3°	! niedr. Temperatur, langs. Erwärmen
„ 25′	+ 0,5°				
„ 26′	+ 0,3°		„ 50′	—	0 = ± 0°
„ 27′	+ 0,1°		„ 51′	— 4,8°	
„ 28′	— 0,1°		„ 52′	— 3,3°	Kältebad — 52,0°
„ 29′	— 0,2°		„ 53′	— 2,8°	
„ 30′	— 0,35°		„ 54′	— 2,3°	Temperatur d. Ratte im After + 28,0°, im Mund + 32,0°
„ 31′	— 0,55°				
„ 32′	— 0,7°				
„ 33′	— 0,8°		„ 55′	— 1,9°	
„ 34′	— 0,9°		„ 56′	— 1,5°	
„ 35′	— 1,1°		„ 57′	— 1,2°	
„ 36′	— 1,25°		„ 58′	— 1,0°	
„ 37′	—	0 = ± 0°	„ 59′	— 0,75°	
„ 38′	— 1,5°		„ 60′	— 0,3°	
„ 39′	— 1,65°		„ 61′	± 0°	
„ 40′	— 1,8°		„ 62′	+ 2,3°	
„ 41′	— 2,1°		„ 63′	+ 7,5°	
„ 42′	— 2,4°		„ 64′	+12,3°	
„ 43′	— 2,8°		„ 65′	+16,2°	

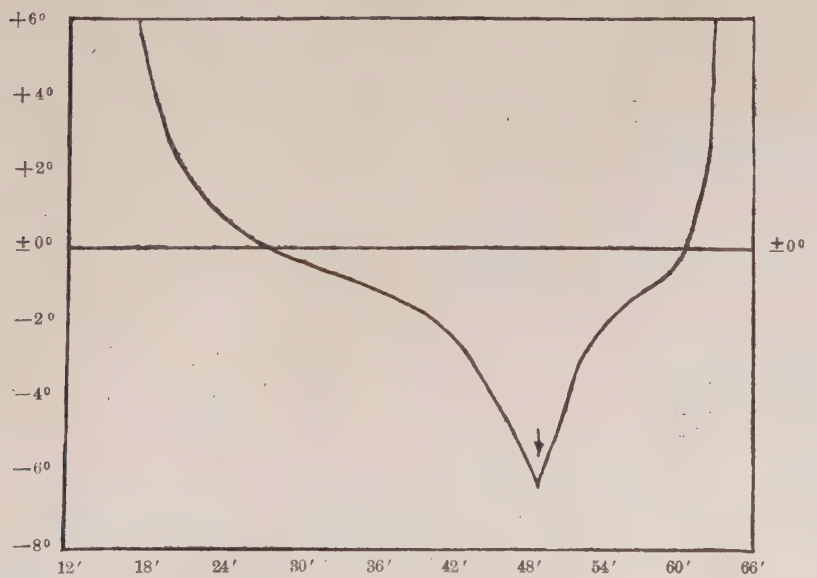

Fig. 28. Abkühlungskurve des Muskels 87. (Vgl. Erläuterung zu Fig. 21.)

Tabelle XXVIII.

Leistungen der unteren zwei Drittel des Muskels 87 (Hebelvergrösserung 4 : 1).

Muskel 87	a) des Muskels vor der Abkühlung bzw. des intakten Muskels	b) des Muskels 26 Stunden nach der Abkühlung
Reizschwelle	R.-A. 16	—
Maximalhubhöhe	etwa 16 mm	—

β) Zusammenstellung der einzelnen Ergebnisse.

Eine Zusammenstellung der Leistungen von zwölf durchbluteten und bis zu verschiedenen Kältegraden abgekühlten Rattenmuskeln bietet die Tabelle XXIX. Diese Tabelle ist genau wie Tabelle XV für den isolierten Muskel zu lesen. Nur gibt Spalte 3 in Zehnteln das Verhältnis der Maximalhubhöhen [1]) der gefroren gewesenen Muskeln zu denen der intakt gebliebenen Muskeln desselben Tieres an [2]).

An die Leistungstabelle der durchbluteten Muskeln sind noch zwei weitere Spalten angefügt, von denen Spalte 5 die Dauer der einzelnen Versuche und Spalte 6 in Stunden die Zeit angibt, die dem abgekühlten Muskel zur Wiederdurchblutung und Erholung gewährt wurde, bis die Ratte getötet und untersucht wurde.

Tabelle XXIX.

Leistungen von zwölf verschieden tief abgekühlten durchbluteten Rattenmuskeln (untere zwei Drittel der Muskeln).

1. Versuchsnummer	2. Tiefste Abkühlung des Muskels [3])	3. Endhubhöhe / Anfangshubhöhe	4. Anfangsreizschwelle : Endreizschwelle	5. Versuchsdauer	6. Zeit der Wiederdurchblutung
65	— 2,0° C.	10/10	16 : 16	80′	21 Stunden
75	— 2,5° C.	etwa 9/10	24 : 22	40′	6 „
69	— 3,0° C.	etwa 6/10	22 : 18	50′	3 „
68	— 4,0° C.	etwa 5,3/10	23 : 20	60′	17 „
66	— 5,0° C.	etwa 5/10	24 : 17	70′	18 „
76	— 5,5° C.	etwa 2/10	18 : 17	55′	4 „
70	— 6,0° C.	minimal	25 : 16	70′	14 „
86	— 6,2° C.	minimal	15 : 10	85′	24 „
87	— 6,3° C.	tot	—	65′	26 „
83	— 6,5° C.	tot	—	80′	5 „
67	— 7,0° C.	tot	—	85′	16 „
71	— 8,0° C.	tot	—	60′	18 „

1) Siehe hierzu S. 41.

2) Siehe oben S. 37 f.

3) Siehe hierzu S. 41.

Aus den Zahlen dieser Tabelle lässt sich ebenso wie für den isolierten Muskel auch wieder eine Kälteschädigungskurve für den durchbluteten Rattenmuskel konstruieren. Eine solche Kurve zeigt Fig. 29. Sie ist zu lesen wie Fig. 15 (siehe S. 23 ff.). Zum

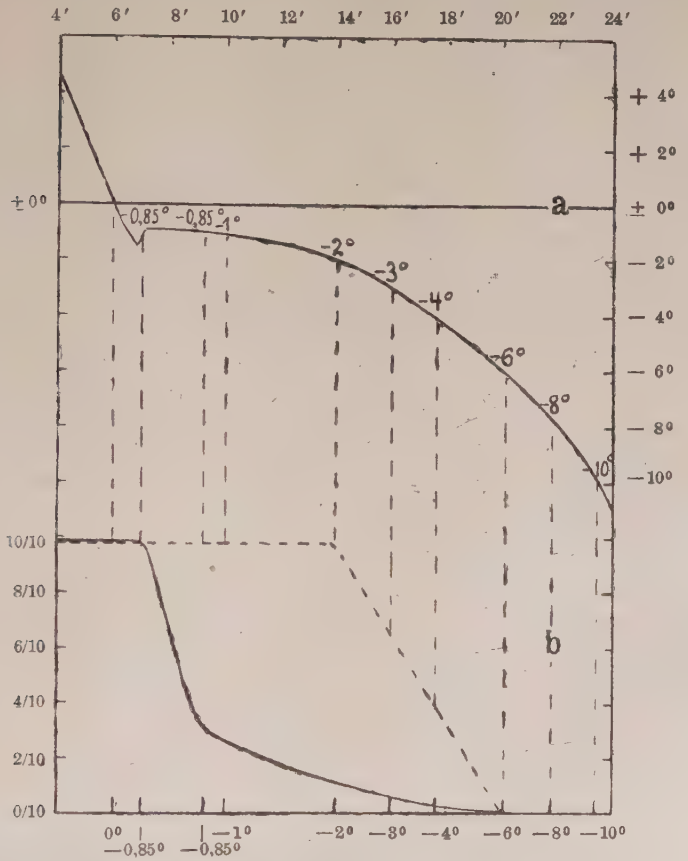

Fig. 29. Kälteschädigungskurve des isolierten (———) und des durchbluteten (----) Rattenmuskels. (Siehe Erklärung zu Fig. 15.)

Vergleich ist auch die Kälteschädigungskurve des isolierten Rattenmuskels eingezeichnet. Bei der Vergleichung der beiden Kurven fällt uns ganz besonders die Tatsache auf, dass die der Wiedererwärmung des abgekühlten Muskels folgende Durchblutung imstande ist, selbst so starke Kälteschädigungen, wie sie das Gefrieren des Muskels bis — 2° C. zur Folge hat, wieder vollständig rückgängig zu machen; nach Analogie der Versuche am isolierten Muskel dürfen wir es nämlich als wahrscheinlich annehmen, dass auch der durch-

blutete Muskel durch Abkühlung auf — 2° C. etwa die gleiche Schädigung erfahren hatte, wie sie am isolierten nachgewiesen wurde[1]), bei dem die maximale Hubhöhe auf drei Zehntel ihres Anfangswertes gesunken war; diese Schädigung wird also durch die Einwirkung des zirkulierenden Blutes wieder ausgeglichen. Erst nach der Abkühlung auf — 2,5° C. bleibt trotz der Durchblutung ein kleiner Rest der beträchtlichen Schädigung zurück, die sich beim isolierten Muskel jetzt schon in dem Verlust von neun Zehntel seiner ursprünglichen Hubhöhe äussert. Wird der durchblutete Muskel noch weiter abgekühlt, so kann auch die nachfolgende Durchblutung die Kälteschädigung nur noch in einem zunehmend geringeren Maasse vermindern. Bei — 4° C. zeigt die Kurve noch etwa vier Zehntel, bei — 5° C. nur noch etwas über zwei Zehntel der alten Hubhöhe für den Muskel an. Die Kurve fällt nun weiter bis zum Todespunkt zwischen — 6,2 und — 6,3° C. Sie erreicht also in gleichmässig starkem Abfall denselben Endpunkt wie die des isolierten Rattenmuskels[2])

γ) Heilung von Kälteschädigungen im Verlaufe der nächsten Wochen nach der Abkühlung.

Am Schluss meiner Untersuchungen über den Rattenmuskel will ich noch zwei Versuche besprechen, bei denen ich den durchbluteten Gastrocnemius einer Ratte bis — 3° C. und den einer zweiten bis — 5° C. abkühlte und dann die beiden Tiere bei gutem Futter mehrere Wochen lebend erhielt.

1) Siehe die Kälteschädigungskurve Fig. 15 auf S. 24.

2) Brunow (l. c.) gibt in seiner Arbeit über den Kältetod des Gastrocnemius von R. fusca den Tod des isolierten Muskels bei — 3° C., den des durchbluteten bei etwa — 4° C. an. Man könnte vielleicht vermuten, dass diese Abweichung von meinen Versuchen (auch den nachfolgenden an Igel und Katze), wo der Todespunkt des isolierten und durchbluteten Muskels zusammenfiel, dadurch bedingt sei, dass Brunow die bei — 3° C. unerregbar gewordenen isolierten Froschmuskeln nicht einer „Erholungsflüssigkeit", wie etwa sauerstoffdurchströmter Ringer-Lösung, aussetzte, wodurch die bei Temperaturen zwischen — 3° und — 4° C. gefrorenen Muskeln noch einen Rest ihrer Erregbarkeit etwa hätten wiedergewinnen können. Doch scheint dies nicht der Grund für die Differenz zu sein, da ich in zwei Versuchen eine Verschiebung des Todespunktes des isolierten Froschmuskels durch Einwirkung eines Erholungsbades nicht erzielen konnte. Es muss daher daran gedacht werden, dass sich in der genannten Hinsicht Säugetier und Frosch tatsächlich verschieden verhalten.

Am zweiten und dritten Tage nach der Abkühlung zeigte sich bei beiden Tieren ein starkes Ödem der abgekühlt gewesenen Beine. Nach drei Tagen wurde der Fuss des bis — 5° C. abgekühlten Beines, der sicher bedeutend kälter als — 5° C. gewesen war — ich schätze etwa — 8° C. bis — 10° C. —, gangränös. Am nächsten Tage wurden die Fusswurzelknochen sichtbar, am siebenten fiel der Fuss ab. Die Heilung des Stumpfes machte zunächst gute Fortschritte. Nach 14 Tagen jedoch bildete sich eine Eiterung aus, und das untere Ende der Tibia wurde sichtbar. Im Laufe der nächsten beiden Wochen stiess sich das untere Drittel der Tibia sowie die Sehnen einiger Unterschenkelmuskeln ab. Nach 2 Monaten war der Stumpf, den die Ratte recht geschickt zur Fortbewegung gebrauchte, geheilt.

Der Fuss der Ratte, deren Bein nur bis — 3° C. abgekühlt war, stiess sich ebenfalls nach 9 Tagen ab; er wird bei der Abkühlung wahrscheinlich etwa — 7° C. erreicht haben. Die bis — 3° C. abgekühlten Muskeln blieben dauernd erhalten.

Im ganzen genommen habe ich den Eindruck, dass die Teile der Muskeln, die nicht über das vitale Temperaturminimum des Rattenmuskels (— 6,2° C.) hinaus abgekühlt werden, dauernd leistungsfähig bleiben können.

II. Untersuchungen am Igel (Erinaceus europaeus).

a) Versuche am isolierten Igelmuskel.

Zur Ergänzung meiner Versuche an der Wanderratte dehnte ich meine Untersuchungen auch noch auf einige andere Säugetiere aus. Zunächst wählte ich einen Vertreter aus der Ordnung der Insektenfresser, den Zaunigel. Es schien mir auch deshalb von grossem Interesse zu sein, gerade seine Muskeln zu untersuchen, weil man daran denken durfte, dass er als Winterschläfer vielleicht noch weit grössere Kältegrade als die Wanderratte würde überwinden können.

Die Methodik der Abkühlung und Feststellung etwaiger Schädigungen der abgekühlten Igelmuskeln war genau dieselbe wie bei den Versuchen mit der Ratte. Die Untersuchungen wurden wiederum zunächst am isolierten und dann am durchbluteten Muskel vorgenommen. Es wurde jedoch nicht nur der Gastrocnemius, sondern auch der Brachioradialis untersucht.

Da diese Muskeln jedoch bedeutend grösser und umfangreicher als der Gastrocnemius der Ratte sind, so musste ein Satz besonderer passender Glasröhren hergestellt werden, während dieselben Thermonadeln wie bei der Ratte benutzt wurden.

Von jedem einzelnen Versuch wurde, wie beim Rattenmuskel, ein Protokoll angefertigt. Ebenfalls wurden die Hubhöhen und Reizschwellen der einzelnen Muskeln vor und nach den Abkühlungen auf der berussten Trommel registriert.

Die Ergebnisse der Abkühlungen von 18 verschiedenen isolierten Igelmuskeln sind in der Leistungstabelle (Tabelle XXX) zusammengestellt, entsprechend den Leistungstabellen der Rattenmuskeln (S. 23 und 48). Ein Stern neben der Versuchsnummer bedeutet wieder, dass der betreffende Muskel nach dem Auftauen zunächst unerregbar war und daher einem Sauerstoffbade ausgesetzt wurde, dessen Dauer in Spalte 6 angegeben ist; ob er nach diesem nun auf die elektrische Reizung reagierte, geht aus Spalte 3 und 4 hervor. In Spalte 5 finden sich Angaben über den Eintritt der Totenstarre, und zwar ist (in Minuten) die Zeit angegeben, nach welcher der Muskel, vom Auftauen ab gerechnet, begann, totenstarr zu werden.

Tabelle XXX.

Leistungen von 18 verschieden tief abgekühlten isolierten Igelmuskeln.

1. Versuchs-nummer	2. Tiefste Abkühlung des Muskels[1])	3. Endhubhöhe/ Anfangs-hubhöhe	4. Anfangsreiz-schwelle:End-reizschwelle	5. Totenstarr nach dem Auftauen in Min.	6. Dauer des Sauerstoff-bades
107	−0,85° Beg. d. Gefrierens	10/10	20 : 20	—	—
103	−0,85° durchgefroren[2])	1,5/10	25 : 11	—	—
124	−0,85° durchgefroren[2])	3,5/10	25 : 10	—	—
130	−0,85° durchgefroren[2])	3,6/10	18 : 10	—	—
105	— 2,95° C.	4/10	22 : 12	—	—
110*	— 4,1° C.	minimal	nicht gem.	10′	5′
111*	— 4,5° C.	minimal	25 : 12	10′	5′
112*	— 4,9° C.	minimal	25 : 5	8′	5′
114*	— 5,4° C.	minimal	nicht gem.	8′	3′
115*	— 6,55° C.	minimal	nicht gem.	7′	1½′
120*	— 6,6° C.	minimal	nicht gem.	—	1′
131*	— 6.8° C.	minimal	20 : 4	7′	1′
121*	— 6,85° C.	minimal	nicht gem.	6′	1½′
122*	— 6,92° C.	tot	—	5½′	1½′
119*	— 7,2° C.	tot	—	6′	1½′ und länger
117*	— 7,3° C.	tot	—	5′	2′ und länger
116*	— 8,05° C.	tot	—	4′	1½′ und länger
101	— 8,6° C.	tot	—	mit dem Auftauen	—

1) D. h. des gefrorenen Muskels; vgl. S. 10, Anm. 2.

2) Im Sinne der Darstellung von S. 13.

Es ist beispielsweise aus der Tabelle zu entnehmen, dass der Igelmuskel 111 bis — 4,5° C. abgekühlt wurde. Nach seiner Wiedererwärmung antwortete er auch auf stärkste elektrische Reize nicht. Er wurde daher einem körperwarmen Sauerstoffbad von 5 Minuten Dauer ausgesetzt und zeigte nun bei elektrischer Reizung minimale,

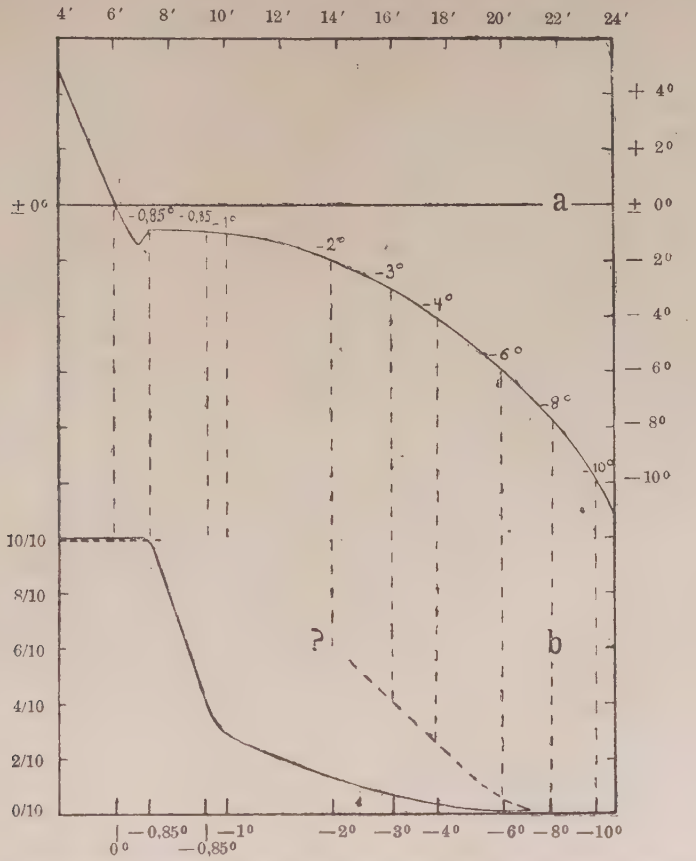

Fig. 30. Kälteschädigungskurve des isolierten (——) und des durchbluteten (----) Igelmuskels. (Siehe Erklärung zu Fig. 15.)

zwar nicht messbare, aber noch deutlich sichtbare Zuckungen; seine Reizschwelle war vom Rollenabstand 25 auf Rollenabstand 12 gesunken; 10 Minuten nach dem Auftauen begann er totenstarr zu werden.

Wie schon oben erwähnt, wurden zur Untersuchung sowohl der Gastrocnemius als auch der Brachioradialis des Igels benutzt. Zwischen beiden Muskeln zeigte sich kein Unterschied in der Kälteresistenz.

Wenn ich erwartet hatte, dass der Igel als Winterschläfer eine bedeutend grössere Widerstandskraft als die Ratte zeigen würde, so sollte sich dies nicht bewahrheiten. Wie die Leistungstabelle zeigt, liegt sein Todespunkt zwischen — 6,85° C. und — 6,92° C., also nur etwa 0,6° C. tiefer als der der Wanderratte. Auch der Igelmuskel erleidet seine grösste Schädigung während des Gefrierens am Gefrierpunkt, das etwa bei — 0,85° C. stattzufinden pflegt.

Auffallend ist das frühe Eintreten der Totenstarre nach der Kälteschädigung des isolierten Igelmuskels. Sie tritt durchweg früher auf als beim Rattenmuskel; die betreffenden Zahlen sind aus Spalte 5 der Leistungstabelle (Tabelle XXX) zu ersehen.

In Fig. 30 habe ich die Kälteschädigung und den Kältetot des isolierten Igelmuskels nach dem auch bei der Ratte angewandten Verfahren (s. S. 23 ff.) graphisch dargestellt.

b) Versuche am durchbluteten Igelmuskel.

Die Untersuchungen am durchbluteten Igelmuskel geschahen ebenfalls genau so wie die am durchbluteten Rattenmuskel (S. 34 ff.), nur dienten auch hierzu entsprechend grössere Gefässe und Glasröhren. Die Ergebnisse einer Reihe von sieben Versuchen sind in der Leistungstabelle (Tabelle XXXI) zusammengestellt.

Tabelle XXXI.

Leistungen von sieben verschieden tief abgekühlten durchbluteten Igelmuskeln.

1. Versuchsnummer	2. Tiefste Abkühlung des Muskels	3. Endhubhöhe/Anfangshubhöhe	4. Anfangsreizschwelle:Endreizschwelle	5. Versuchsdauer	6. Zeit der Wiederdurchblutung
132	— 2,25° C.	etwa 4/10	—	50′	24 Stunden
126	— 2,5° C.	etwa 5/10	23:15	30′	48 „
127	— 3,1° C.	etwa 3/10	— „	45′	24 „
129	— 3,7° C.	etwa 4/10	23:22	75′	22 „
123	— 4,0° C.	etwa 1,5/10	18:10	60′	21 „
125	— 5,5° C.	etwa 2/10	—	40′	28 „
128	— 7,0° C.	tot	—	50′	17 „

Nach den Ergebnissen der Leistungstabelle (Tabelle XXXI) ist in Fig. 30 auch die Schädigungskurve des durchbluteten Igelmuskels neben der des isolierten konstruiert. Der linke Teil dieser Kurve, von etwa — 2° C. an aufwärts bis zum Gefrierpunkt des Muskels, ist infolge

fehlender diesbezüglicher Versuche ausgelassen[1]). Doch ist der wahrscheinliche Verlauf der Kurve vom Leser leicht zu konstruieren.

Wie die Leistungstabelle (Tabelle XXXI) und die beiden Kälteschädigungskurven in Fig. 30 anzeigen, ist auch beim Igel die der Abkühlung folgende Durchblutung nicht imstande, den Todespunkt des Muskels weiter als beim isolierten Igelmuskel herabzusetzen. Der isolierte Igelmuskel ist, wie wir sahen, nach Abkühlungen, die tiefer als — 6,9° C. gehen, tot; dasselbe ist beim durchbluteten Muskel der Fall. Der Gastrocnemius des Versuchs 128 zeigte, als der betreffende Igel 17 Stunden nach der Abkühlung des Muskels auf — 7° C. getötet und untersucht wurde, keine Erregbarkeit mehr. Er war totenstarr.

Wie aus den übrigen Versuchen hervorgeht, ist jedoch die Durchblutung imstande, die nicht tödlichen Kälteschädigungen zu vermindern. Das vitale Temperaturminimum aber dürfte mit etwa — 6,9° C. beim isolierten und beim durchbluteten Igelmuskel dasselbe sein[2]).

III. Untersuchungen an der Katze (Felis domestica).

a) Versuche am isolierten Katzenmuskel.

Als drittes Objekt der Abkühlungsversuche wurde ein Raubtier gewählt, die Hauskatze. Die Versuche fanden im Juni und Juli statt.

Die Methodik war dieselbe wie beim Ratten- und beim Igelmuskel. Nur war wiederum ein neuer grösserer Satz von Röhren

---

1) Versuch 132 wurde am 30. Juli 1914 ausgeführt, einige weitere noch beabsichtigte Versuche konnte ich nicht mehr ausführen, da ich am 4. August ins Feld zog. Die Zusammenstellung der Versuche an Igel und Katze konnten erst im Herbst 1916 gemacht werden, als ich anlässlich einer Verwundung in der Heimat war.

2) Die Untersuchungen am Igel fanden sämtlich im Juni und Juli 1914 statt. Es ist die Möglichkeit vorhanden, dass die Kältewiderstandskraft des Igels im Winter eine andere, grössere ist. Leider war ich bisher nicht in der Lage, dies nachprüfen zu können; doch möchte ich hier anführen, dass ich bei einer Wiederholung der Brunow'schen Versuche am Gastrocnemius von R. fusca im Februar 1914 den Kältetodespunkt des isolierten Muskels bei — 3,5° C. fand, während ich ihn im April wie Brunow bei — 3,0° C. bestimmte.

Auch sei in diesem Zusammenhang noch einmal auf den von mir ausgeführten, auf S. 32—34 beschriebenen, Versuch 91 hingewiesen, bei dem es gelang, den Todespunkt des isolierten Rattenmuskels durch Gefrieren in einer isotonischen Zuckerlösung von — 6,3° C. auf weiter als — 7,3° C. herabzusetzen.

und Gefässen herzustellen, und für die Versuche am durchbluteten Katzenmuskel wurde ein grösserer, etwas anders konstruierter, aufhängbarer Operationstisch benutzt.

Die Untersuchungen wurden an verschiedenen Muskeln, und zwar am Gastrocnemius, am Tibialis anterior und am Brachioradialis, ausgeführt.

Die Zusammenstellung der Ergebnisse aus den Versuchsprotokollen und Zuckungskurven von zwölf isolierten Katzenmuskeln ist in der Tabelle XXXII gegeben. Nach dieser Leistungstabelle ist dann, genau wie bei Igel und Ratte, auch die Kälteschädigungskurve des isolierten Katzenmuskels in Fig. 31 angefertigt.

Bei der Betrachtung der Leistungstabelle und der Kälteschädigungskurve zeigt sich, dass der Katzenmuskel eine ganz erstaunlich hohe Widerstandskraft gegen Kälte entwickelt. Zwar wird er durch das Durchfrieren [1]) an seinem Gefrierpunkt (— 0,85 ° C.) ziemlich stark geschädigt; bei weiterer Abkühlung schreitet jedoch diese Schädigung nicht in demselben Maasse fort. Der Muskel 156 zum Beispiel zeigte nach seiner Abkühlung bis fast — 7 ° C. noch 0,5/10 seiner Anfangshubhöhe. Reste von Erregbarkeit überdauern sogar noch tiefere Abkühlungen, Muskel 161 zeigte selbst bei einer Abkühlung auf — 9,4 ° C. nach Wiedererwärmung und körperwarmem Sauerstoffbad einen Rest von Leben, während erst der auf — 9,8 ° C. abgekühlte Katzenmuskel 163 tot war.

Tabelle XXXII.

Leistungen von zwölf verschieden tief abgekühlten isolierten Katzenmuskeln.

1. Versuchsnummer	2. Tiefste Abkühlung des Muskels [2])	3. Endhubhöhe/Anfangshubhöhe	4. Anfangsreizschwelle:Endreizschwelle	5. Totenstarr nach dem Auftauen in Min.	6. Dauer des körperwarm. Sauerstoffbades
154	- 0,85 ° ein Drittel gefroren	8,5/10	24:23	—	—
153	- 0,85 ° durchgefroren [3])	6,5/10	22:20	—	—
159*	— 3,25 ° C.	1/10	28:10	—	10′
152*	— 5,2 ° C.	0,5/10	30:7	—	10′
155*	— 6,0 ° C.	0,2/10	28:5	—	10′
156*	— 6,75 ° C.	0,5/10	28:23	—	10′
157*	— 8,15 ° C.	minimal	27:5	—	10′
158*	— 9,0 ° C.	minimal	31:3	—	10′
161*	— 9,4 ° C.	minimal	nicht gem.	30′	5′
163*	— 9,8 ° C.	tot	—	25′	5′ + 20′
160*	— 9,9 ° C.	tot	—	20′	10′ + 20′
162*	— 9,9 ° C.	tot	—	20′	10′ + 20′

1) Vgl. S. 13. 2) Vgl. S. 10, Anm. 2. 3) Vgl. S. 13.

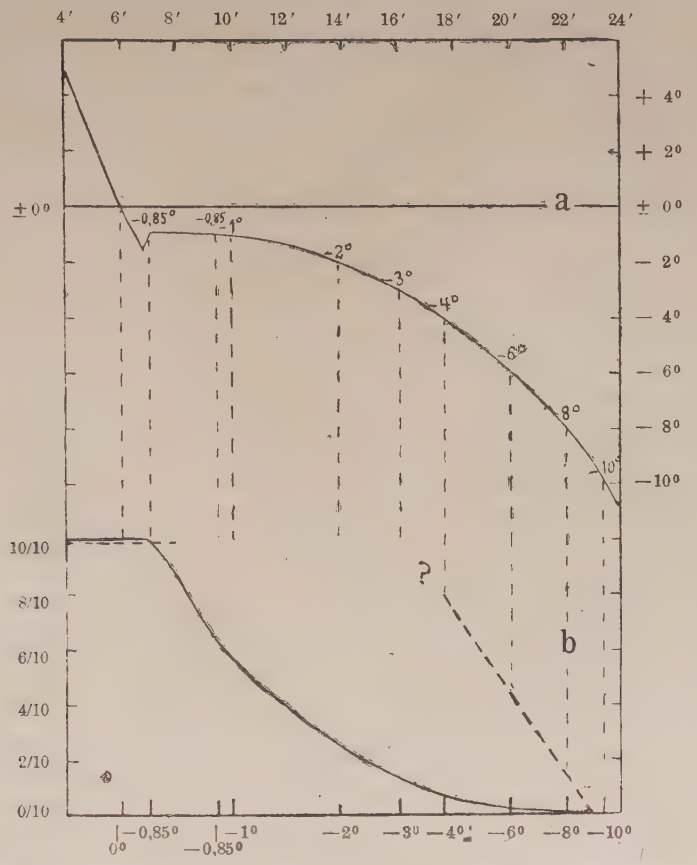

Fig. 31. Kälteschädigungskurve des isolierten (——) und des durchbluteten (----) Katzenmuskels. (Siehe Erklärung zu Fig. 15.)

Das vitale Temperaturminimum des isolierten Katzenmuskels liegt also etwa bei —9,6° C.

Die enorme Widerstandskraft des Katzenmuskels gegen Kälte geht auch aus den in Spalte 5 aufgeführten Zahlen über den Eintritt der Totenstarre hervor, die selbst bei sehr starken Abkühlungen immer erst bedeutend später als bei den übrigen von mir untersuchten Tieren einsetzte.

b) Versuche am durchbluteten Katzenmuskel.

Für die Beurteilung des durchbluteten Katzenmuskels stehen mir nur zwei Versuche zur Verfügung (siehe Anm. 1 S. 55). Sie entsprachen beide den von mir nach den vorangegangenen Untersuchungen gehegten Erwartungen.

Der im Körper belassene Gastrocnemius einer kräftigen ausgewachsenen Katze (Versuchsnummer 165) wurde bis — 10,0° C. abgekühlt und darauf wieder erwärmt. Die Katze wurde 22 Stunden lebend aufbewahrt und dann getötet. Die Sektion ergab, dass der Muskel totenstarr war. Er war unerregbar. Also auch bei der Katze vermag die nachfolgende Durchblutung den Kältetodespunkt nicht herabzusetzen.

Ein anderer durchbluteter Gastrocnemius, der des Versuchs 164, wurde einer Abkühlung von — 4,0° C. ausgesetzt. Die Katze wurde 27 Stunden später getötet und untersucht. Die Reizschwelle des intakten Muskels lag bei Rollenabstand 29, die des abgekühlten bei 22. Der abgekühlte Muskel zeigte noch acht Zehntel der Maximalhubhöhe des intakten Muskels.

Daraus geht hervor, dass auch bei der Katze die der Abkühlung folgende Durchblutung imstande ist, die Kälteschädigung in hohem Maasse zu beseitigen; den Kältetodespunkt kann sie aber nicht herabsetzen.

Diese Ergebnisse werden veranschaulicht durch die Zusammenstellung der Kälteschädigungskurven des isolierten und des durchbluteten Katzenmuskels in Fig. 31.

D. Vergleichung der ermittelten Kälteschädigungskurven.

In Fig. 32 habe ich die Kälteschädigungskurven von Ratte, Igel und Katze zusammengestellt. Zum Vergleich ist auch noch die Kälteschädigungskurve des isolierten Froschmuskels [1]) eingezeichnet.

Bei der Betrachtung der Kurven der vier verschiedenartigen isolierten Muskeln zeigt sich nun, dass die Kälte den untersuchten Nager und den Insektenfresser fast in gleicher Weise schädigt; ihre Kurven laufen fast zusammen. Die Kälteschädigung setzt ein bei Beginn des Gefrierens, etwa bei — 0,85° C. Während des Gefrierens verlieren beide Muskeln etwa sieben Zehntel ihrer früheren Hubhöhe. Dann aber geht die Schädigung bedeutend langsamer vor sich. Die beiden Kurven fallen jetzt langsam und gleichmässig bis zum Todespunkt, der für den Rattenmuskel bei — 6,3° C., für den Igelmuskel ein wenig tiefer, bei — 6,9° C., liegt.

1 Die Kurve ist konstruiert nach den Angaben Brünow's (l. c.) und nach eigenen Versuchen, die im März und April 1914 an R. fusca vorgenommen wurden.

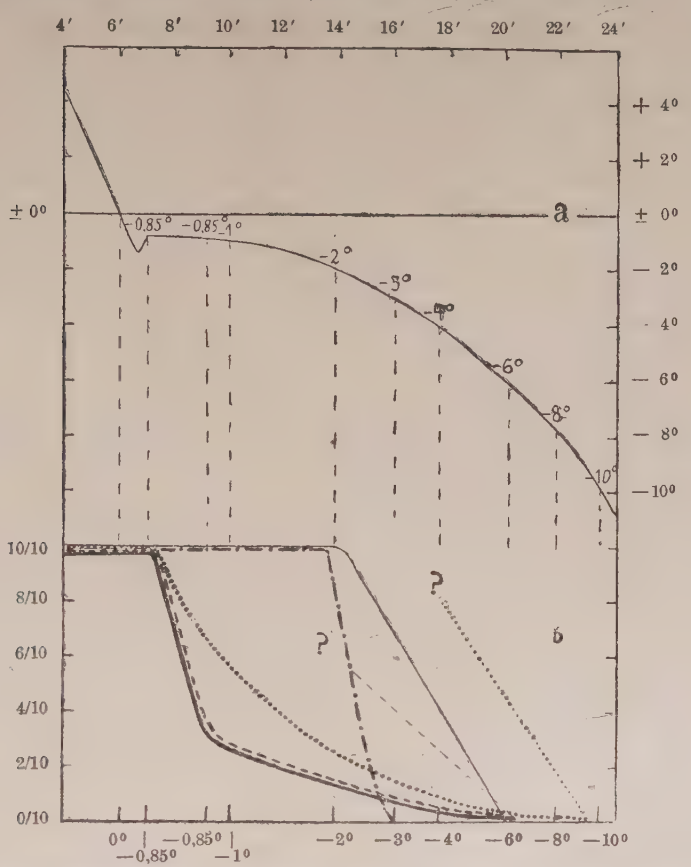

Fig. 32. Kälteschädigungskurve des isolierten (——) und des durchbluteten (——) Rattenmuskels, des isolierten (— — —) und des durchbluteten (- - - -) Igelmuskels, des isolierten (·····) und des durchbluteten (·····) Katzenmuskels, des isolierten (—·—·—) Froschmuskels. (Siehe Erklärung zu Fig. 15 sowie S. 58.)

Erheblich widerstandsfähiger ist der isolierte Muskel des doch so viel höher organisierten und, wie man deshalb annehmen möchte, empfindlicheren Raubtieres [1]), der Katze. Zwar wird auch er während des horizontalen Teiles der Gefrierkurve geschädigt, doch verliert er, bis er am Gefrierpunkt „durchgefroren“ [2]) ist, nur etwa drei Zehntel bis vier Zehntel seiner ursprünglichen Maximalhubhöhe; wird er noch weiter abgekühlt, so schreitet die Schädigung sehr langsam fort. Sie

1) Krehl und Marchand sagen: „Die Empfindlichkeit der Organismen gegen eine starke Herabsetzung der Temperatur nimmt ab, je niedriger die Organisation ist.“ (Handbuch d. allgem. Pathol. Bd. 1 S. 112. Leipzig 1908.)

2) Vgl. S. 13.

bleibt weit hinter der des Ratten- und Igelmuskels zurück. Erst bei dem unerwartet tiefen Kältegrad von — 9,8° C. ist auch der Katzenmuskel tot.

Sehr interessant ist nun der Vergleich der Säugetierkurven mit der des Froschmuskels. Im Gegensatz zum Säugetiermuskel wird der Froschmuskel während der horizontalen Strecke der Gefrierkurve[1]) und noch ein Stück darüber hinaus nicht nennenswert geschädigt. Erst bei etwa — 2° C. setzt die Schädigung ein, nun drängt sie sich aber auf das verhältnismässig kleine Temperaturintervall zwischen — 2° C. und — 3° C. zusammen, während die Kälteschädigung des Ratten- und Igelmuskels sich über 5—6, die des Katzenmuskels gar über fast 9 Grade erstreckt. Etwa bei — 2,5° C. schneidet die Froschkurve die Säugetierkurven, hier sind also die Kälteschädigungen annähernd gleich. Dann aber fällt die Froschkurve rasch bis zum Todespunkt bei — 3° C.

Man steht also vor der merkwürdigen Tatsache, dass ein Warmblütermuskel (Katze) eine um fast 7° C. tiefere Abkühlung aushalten kann, ohne vollständig abgetötet zu werden, als der Muskel eines anerkannt sehr kältewiderstandsfähigen Kaltblüters.

Ein Vergleich der Kälteschädigungskurven der im Körper verbliebenen und nachher wieder durchbluteten Muskeln untereinander und mit den Kurven der isolierten Muskeln zeigt, dass die der Abkühlung folgende Durchblutung in verschieden starkem Maasse imstande ist, die Kälteschädigung wieder zu beseitigen. Die Kurve des durchbluteten Rattenmuskels beginnt erst bei etwa — 2° C. zu fallen. (Ähnlich dürften auch die Kurven des durchbluteten Igel- und Katzenmuskels verlaufen[2]).) Die Durchblutung vermag aber den Todespunkt der betreffenden Muskeln nicht herabzusetzen: die Kurven für die durchbluteten Muskeln enden bei dem Endpunkt der zugehörigen Kurven der isolierten Muskeln.

---

1) Mit anderen Worten: beim Durchfrieren am Gefrierpunkte des Froschmuskels (ca. — 0,45° C.); vgl. auch S. 13.

2) Freilich sind von den fragmentarischen Kurven dieser Muskeln nur verhältnismässig wenig Punkte experimentell bestimmt, die zudem beim Igelmuskel recht beträchtliche Abweichungen voneinander zeigen; es könnte sehr wohl sein, dass diese Kurve durch einige weitere Beobachtungen eine grössere Steilheit erhielte.

E. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Der quergestreifte Säugetiermuskel ist ausserordentlich widerstandsfähig gegen Kälte. Die Muskeln der von mir untersuchten Säuger ertragen eine Abkühlung bis zu ihrem Gefrierpunkt ohne Schaden.

2. Der isolierte Säugetiermuskel wird während des horizontalen Teiles der Gefrierkurve stark geschädigt; wird aber die Abkühlung des beim Gefrierpunkt durchgefrorenen Muskels noch weiter fortgesetzt, so schreitet die Kälteschädigung nicht in demselben Maasse mit fort.

2 a. Isolierte Muskeln, die nach einer starken, bis an das tödliche Temperaturminimum heranreichenden Abkühlung und nachfolgender Wiedererwärmung unerregbar geworden sind, erholen sich in einem + 37° C. warmen Sauerstoffbade in verschiedenem Maasse, so dass sie wieder elektrisch erregbar werden.

3. Der Kältetod des isolierten Muskels erfolgt

bei der Wanderratte zwischen . — 6,20° und — 6,30° C.,
beim Igel zwischen . . . . . — 6,85° und — 6,92° C.,
bei der Hauskatze zwischen . . — 9,40° und — 9,80° C.[1])

3 a. Wird der isolierte Rattenmuskel in einer isotonischen Traubenzuckerlösung zum Gefrieren gebracht, so wird sein Todespunkt noch unter — 7,3° C., also um mehr als 1°, herabgesetzt.

4. Je weiter der isolierte Muskel abgekühlt wird, desto eher tritt die Totenstarre ein; auch wenn der Muskel nicht bis zu seinem Todespunkt abgekühlt war, wird er eher totenstarr als ein nicht gefrorener Muskel. Werden ein Ratten-, ein Igel- und ein Katzenmuskel bis zu einem gleichen Kältegrad abgekühlt, so tritt nach dem Auftauen die Totenstarre zunächst am Igelmuskel, darauf am Rattenmuskel und zuletzt am Katzenmuskel auf.

5. Die sehr häufig kurz vor dem Gefrieren eintretenden geringen Unterkühlungen von einigen Zehnteln Grad Celsius schädigen

1) Anhangsweise sei hinzugefügt, dass nach einigen von mir ausgeführten Versuchen die Muskeln des Meerschweinchens weniger widerstandsfähig gegen Abkühlung sind als die der anderen genannten Tiere: sie sind noch erheblich empfindlicher als die der Ratte.

den isolierten Muskel nicht nachweisbar. Stärkere Unterkühlungen von mehreren Graden vermögen jedoch den Muskel sehr empfindlich zu schädigen.

6. Wenn der Muskel vor seiner Abkühlung nicht isoliert wird, sondern im lebenden Tier verbleibt und nach vollendeter Abkühlung wieder durchblutet wird, so vermag diese nachfolgende Durchblutung die Kälteschädigung des an seinem Gefrierpunkt durchgefrorenen Rattenmuskels, ja sogar die einer weiteren Abkühlung bis zu — 2° C. im Laufe mehrerer Stunden vollständig wieder aufzuheben. Ähnliches gilt wahrscheinlich auch für Igel und Katze. Bei noch weiterer Abkühlung wird die Kälteschädigung durch die nachfolgende Durchblutung bei allen drei Versuchstieren zwar nicht aufgehoben, aber doch bedeutend vermindert. Mit der Zeit schreitet dann bei nicht zu stark abgekühlten Muskeln die Besserung noch weiter fort.

7. Den Kältetodespunkt des Muskels vermag die nachfolgende Durchblutung nicht nach unten zu verschieben, auch der wieder durchblutete Muskel ist tot

bei der Ratte nach einer Abkühlung bis auf — 6,3° C.
beim Igel „ „ „ „ „ — 7,0° C.
bei der Katze „ „ „ „ „ — 10,0° C.

Literaturverzeichnis.

1) R. Pictet, Archives des sciences phys. et naturelles. 3 Sér. t. 30 p. 293. 1895.
2) A. Horvath, Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1873 S. 3. — A. Horvath, Verhandl. d. Würzb. med.-physik. Gesellsch. Bd. 4 S 12. 1873.
3) Du Bois-Reymond, Untersuchungen über tierische Elektrizität Bd. 2 H. 1 S. 181. Berlin 1849.
4) v. Bunge, Lehrb. d. Physiol. d. Menschen Bd. 1 S. 305. Leipzig 1901.
5) E. Heubel, Pflüger's Arch. Bd. 45 S. 563ff. 1889.
6) Cameron und Brownlee, The effect of low temperatures on cold-blooded animals. Quarterly Journ. of Experim. Physiol. vol. VII. 1913.
7) P. Jensen und Fischer, Biochem. Zeitschr. Bd. 20 S. 162—165. 1909. — P. Jensen und Fischer, Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 11 S. 90f. 1910. — P. Jensen und Fischer, Zentralbl. f. Physiol. Bd. 23 S. 297f. 1909. — H. W. Fischer, Gefrieren und Erfrieren in F. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen Bd. 10 S. 133.
8) Brunow, Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 13 S. 368ff. 1912.
9) Waller und Reid, Philosoph. Transact. Roy. Soc. of London vol. 178 p. 215. 1887.

10) H. E. Hering, Pflüger's Arch. Bd. 99 S. 245. 1903.
11) Bottazzi, Zeitschr. f. Biol. N. F. Bd. 30 S. 442. 1906.
12) Fröhlich, Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 4 S. 106. 1904.
13) Bachmetjew, Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 66 S. 521. 1899, und Bd. 67 S. 529. 1900.
14) Kodis, Zentralbl. f. Physiol. Bd. 12 S. 593. 1898.
15) Maximow, Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. Bd. 30 S. 57 ff., 293 ff. und 504 ff. 1912.
16) Krehl und Marchand, Handb. d. allg. Pathol. Bd. 1 S. 112. Leipzig 1908.

Lebenslauf.

Am 31. März 1890 wurde ich zu Hannover als Sohn des Professors an der Königl. Technischen Hochschule daselbst, Wilhelm Hoyer, geboren. Ich besuchte das Lyzeum zu Hannover, das ich im Frühjahr 1910 mit dem Reifezeugnis verließ.

Um Medizin und Naturwissenschaften zu studieren, bezog ich zunächst im Sommer-Semester 1910 die Universität Lausanne.

Dann genügte ich meiner militärischen Dienstpflicht vom 1. Oktober 1910 bis zum 30. September 1911 sowie wiederholt in den folgenden Universitätsferien im Hannoverschen Jägerbataillon 10.

Im Winter-Semester 1911/12 studierte ich an der Universität München.

Im Sommer-Semester 1912 ging ich nach Kiel, wo ich bis zum Sommer-Semester 1913 blieb.

Am 5. November 1913 legte ich dann in Göttingen die ärztliche Vorprüfung ab und setzte dort im Winter-Semester 1913/14 und im Sommer-Semester 1914 bis zum Kriege meine Studien fort.

Seit Kriegsbeginn stehe ich im Felde als Leutnant d. R. und Kompagnieführer im Hannoverschen Jäger-Bataillon 10.

Pierersche Hofbuchdruckerei Stephan Geibel & Co. in Altenburg.